

University of Groningen

Pluridisciplinary research on a woolly rhinoceros skeleton, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), from the Institut de paleontologie humaine (Paris, France)

Vercoutere, Carole; Guerin, Claude; Crepin, Laurent; Richardin, Pascale; Gandolfo, Nathalie; Vincent, Julien; Marsac, Jean; Cersoy, Sophie; Rousseliere, Helene; Walter, Philippe

Published in:
 Anthropologie

DOI:
[10.1016/j.anthro.2013.01.003](https://doi.org/10.1016/j.anthro.2013.01.003)

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version
 Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:
 2013

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Vercoutere, C., Guerin, C., Crepin, L., Richardin, P., Gandolfo, N., Vincent, J., Marsac, J., Cersoy, S., Rousseliere, H., Walter, P., Brunelle, A., Nowik, W., Brissaud, D., Drucker, D. G., van der Plicht, J., Patou-Mathis, M., & Vialet, A. (2013). Pluridisciplinary research on a woolly rhinoceros skeleton, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), from the Institut de paleontologie humaine (Paris, France). *Anthropologie*, 117(1), 1-47. <https://doi.org/10.1016/j.anthro.2013.01.003>

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Article original

Étude pluridisciplinaire du squelette de rhinocéros laineux, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), de l'Institut de paléontologie humaine (Paris, France)

Pluridisciplinary research on a woolly rhinoceros skeleton, Coelodonta antiquitatis (Blumenbach, 1799), from the Institut de paléontologie humaine (Paris, France)

Carole Vercoutère^{a,*}, Claude Guérin^b, Laurent Crépin^a,
Pascale Richardin^c, Nathalie Gandolfo^c, Julien Vincent^c, Jean Marsac^c,
Sophie Cersoy^{c,d,e}, Hélène Rousselière^d, Philippe Walter^d,
Alain Brunelle^f, Witold Nowik^g, Didier Brissaud^g,
Dorothée G. Drucker^h, Johannes van der Plicht^{i,j},
Marylène Patou-Mathis^a, Amélie Vialet^k

^a Département de préhistoire du Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS UMR 7194, IPH,
1, rue René-Panhard, 75013 Paris, France

^b Département des sciences de la terre, université Claude-Bernard Lyon 1, CNRS UMR 5125,
43, boulevard du 11-Novembre-1918, 69622 Villeurbanne cedex, France

^c Centre de recherche et de restauration des musées de France (C2RMF), Palais du Louvre, Porte des Lions, 14, quai
François-Mitterrand, 75001 Paris, France

^d Laboratoire d'archéologie moléculaire et structurale (LAMS), CNRS UMR 8220, université Pierre-et-Marie-Curie
(Paris VI), site Le Raphaël, 3, rue Galilée, 94200 Ivry-sur-Seine, France

^e Institut Néel, CNRS-UPR 503-1, 25, avenue des Martyrs, BP 166, 38402 Grenoble cedex 9, France

^f Centre de recherche de Gif, Institut de chimie des substances naturelles, CNRS,
avenue de la Terrasse, 91198 Gif-sur-Yvette, France

^g Laboratoire de recherche des monuments historiques (LRMH), pôle analytique, 29, rue de Paris,
77420 Champs-sur-Marne, France

^h Fachbereich Geowissenschaften, Biogeologie, Universität Tübingen, Hölderlinstrasse 12, 72074 Tübingen, Allemagne

ⁱ Center for Isotope Research, Groningen University, Nijenborgh 4, 9747AG Groningen, Pays-Bas

^j Faculty of Archaeology, Leiden University, PO Box 9515, 2300RA Leiden, Pays-Bas

^k Institut de paléontologie humaine, Fondation Albert-1^{er}, Prince de Monaco, 1, rue René-Panhard, 75013 Paris, France

Disponible sur Internet le 1^{er} mars 2013

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : cvercout@mnhn.fr (C. Vercoutère).

Résumé

En 2010, la fondation Institut de paléontologie humaine (Paris) a acquis un squelette monté de rhinocéros laineux, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), dont le remarquable état de conservation a permis une étude pluridisciplinaire : analyses anatomique, biométrique, géochronologique (datations par le carbone-14 par AMS de la corne et de certains os) et biogéochimique (reconstitution de la paléalimentation et du paléoenvironnement par la méthode des isotopes du carbone et de l'azote). Une recherche sur l'origine de ce spécimen et son parcours avant son acquisition a également été menée. Ces différentes investigations nous ont conduits à préciser l'identification spécifique du fossile sibérien, son âge biologique et son sexe, ainsi que son attribution chronologique et son comportement alimentaire.

© 2013 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : *Coelodonta antiquitatis* ; Institut de paléontologie humaine ; Analyse pluridisciplinaire ; Morphométrie ; Géochronologie ; Biogéochimie

Abstract

In 2010, the foundation Institut de paléontologie humaine (Paris) acquired an assembled skeleton of woolly rhinoceros, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799). Its exceptional state of preservation allowed a multidisciplinary study: anatomical, biometrical, geochronological (AMS radiocarbon dating on horn and some bones) and biogeochemical analyses (reconstruction of the palaeodiet and the palaeoenvironment using the method of carbon and nitrogen isotopes). A research about the origin of this specimen and its story before its acquisition was also carried out. These different investigations led us to precise the species identification of this Siberian fossil, its biological age and its gender, as well as its chronological attribution and its dietary behavior.

© 2013 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Keywords: *Coelodonta antiquitatis*; Institute of human palaeontology; Multidisciplinary analysis; Morphometry; Geochronology; Biogeochemistry

1. Introduction

Le rhinocéros laineux, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), est très bien représenté dans les musées d'Europe et de Russie, mais rares sont les spécimens complets, même composites, dans les collections paléontologiques. En 2010, la fondation Institut de paléontologie humaine (IPH) a acquis un individu remarquable par son état de conservation. Il a fait l'objet d'une étude pluridisciplinaire en collaboration avec le Muséum national d'Histoire naturelle, l'université Lyon 1, le Centre de recherche et de restauration des musées de France, le laboratoire de recherche des monuments historiques, l'université de Tübingen et l'université de Leiden. Une étude anatomique et biométrique a été effectuée, ainsi que des datations par le carbone-14 et des analyses de paléalimentation/paléoenvironnement par la méthode des isotopes du carbone et de l'azote. Ces recherches ont permis de préciser l'identification spécifique du fossile, son âge biologique et son sexe, ainsi que son attribution chronologique et son comportement alimentaire. Les résultats sont présentés dans cet article, qui s'attache également à reconstituer l'histoire de ce spécimen depuis sa découverte en Sibérie occidentale jusqu'à son acquisition par l'IPH.

2. Description et histoire du spécimen

Le squelette monté de rhinocéros laineux conservé à l'IPH est presque complet et le degré de conservation des ossements est élevé. La corne nasale (ou antérieure) est préservée, ce qui est

relativement rare (Shidlovskiy et al., 2012). La corne frontale (ou postérieure) correspond à un moulage de couleur grise, laissant apparaître par endroits une couche sous-jacente dorée.

Le certificat de ce spécimen, acquis au cours d'une vente aux enchères (histoire naturelle, 5 octobre 2010, Sotheby's Paris) avant d'être donné à l'IPH, mentionne le laboratoire de paléontologie de Saint-Petersbourg (Russie). D'après Alexei Tikhonov (com. pers.), vice-directeur de l'Institut zoologique de Saint-Petersbourg, les ossements ont été découverts entre 2002 et 2006 sur les rives des rivières Tobol et Irtych, dans la région de Tioumen, au centre-ouest de la Sibérie (Fig. 1). Le contexte de cette découverte laisse présager du caractère composite du spécimen de l'IPH.

Après son arrivée sur le territoire français, ce dernier a été présenté au salon des collectionneurs de 2009, au Grand Palais à Paris. Il y apparaissait monté sur une structure métallique, qui le place dans une attitude de course, en suspension au-dessus de son socle, orné de deux cornes dorées et d'un bloc de cristal de roche disposé devant sa patte avant gauche (Fig. 2). Sur le socle, une plaque dorée évoque un « hommage à Dali ». Le lien entre ce squelette de rhinocéros et l'artiste n'ayant pu, jusqu'à présent, être démontré, il s'agirait plus probablement d'un hommage personnel du propriétaire d'alors à cet artiste.

3. Traitement des ossements

Les os du squelette du rhinocéros de l'IPH sont fixés entre eux et montés sur une charpente métallique. Ils présentent une couleur marron plus ou moins homogène semblant due à l'application d'un enduit à but esthétique et/ou de conservation.

Dans un souci de conservation du squelette monté de l'IPH et de reconstitution de son histoire, nous avons procédé à l'identification des vernis de finition apparemment appliqués sur celui-ci.

3.1. Prélèvements

Cinq prélèvements des couches recouvrant les différentes parties du squelette ont été effectués sur : le fémur gauche (IPH 1), le tibia gauche (IPH 2), le processus épineux de la 10^e vertèbre (IPH 3), la première molaire supérieure gauche (IPH 4) et la corne frontale (IPH 5) (Fig. 3). Les échantillons étaient de taille et de nature variables, passant d'une écaille entière épaisse (IPH 4), ou plus fine (IPH 3, IPH 5), à de plus petits fragments (IPH 1) voire de la poudre (IPH 2) difficile à prélever.

3.2. Méthode d'analyse

Les échantillons de revêtement de surface ont été analysés par spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier en mode ATR avec appareil Perkin-Elmer Spectrum 4000. Les spectres de transmittance (%T) en fonction de fréquence d'onde infrarouge (cm^{-1}) obtenus ont été comparés avec les bases de données disponibles au LRMH : bases propres et base commerciale *Industrial coatings* (Thermo Fisher Scientific).

3.3. Résultats

Tous les produits utilisés comme vernis sont d'origine synthétique, mais ils représentent une large gamme typologique. Les échantillons IPH 1 et IPH 3 (prélevés respectivement sur le fémur gauche et le processus épineux de la 10^e vertèbre) présentent la même composition et sont



Fig. 1. Localisation géographique de la zone de découverte des ossements constituant le squelette monté de l'Institut de paléontologie humaine (© Tous droits réservés).

Geographical location of the area where the bones that compose the Institute of human palaeontology's skeleton were discovered (© All rights reserved).



Fig. 2. Le squelette de rhinocéros laineux de l'Institut de paléontologie humaine (© Sotheby's/Art digital Studio).
The woolly rhinoceros skeleton of the Institute of human palaeontology (© Sotheby's/Art digital Studio).

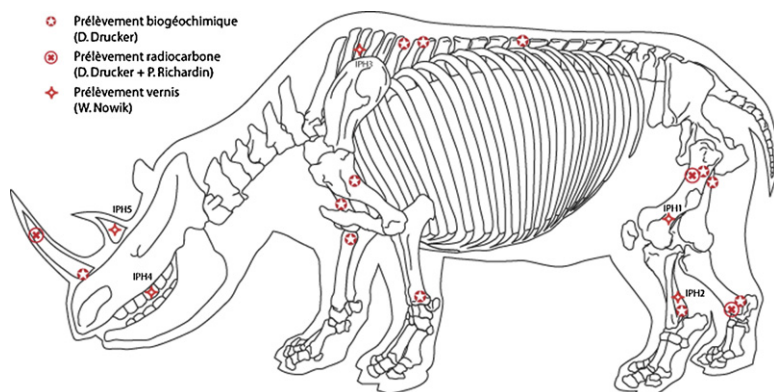


Fig. 3. Localisation des différents prélèvements effectués sur le squelette (modifié d'après M. Coutureau, Inrap).
Location of the different samples on the skeleton (modified after M. Coutureau, Inrap).

constitués de polyuréthane modifié avec de l'huile (Fig. 4). Tandis que, le vernis extrêmement dur et cassant des dents (IPH 4, première molaire supérieure gauche) s'est avéré être une résine cyanoacrylate (Fig. 5). L'utilisation d'un cyanoacrylate comme revêtement semble une application particulière car ces polymères sont surtout utilisés comme adhésifs. Il est possible que cette résine synthétique, détectée dans une couche superficielle enrobant le vernis utilisé au préalable, ait servi au collage des dents. Nous verrons plus loin (*cf. infra* 4. Étude anatomique et biométrique) que cette dent supérieure gauche, en position de première molaire, est plus probablement une deuxième molaire, remontée à la place de la première et qui n'est donc pas à sa place d'origine.

Le revêtement gris recouvrant la corne frontale (IPH 5) est multicouche (superposition d'une « couche grise » sur une « couche dorée »). Du côté de la dorure, le spectre correspond à une résine acrylique (Fig. 6) et, en surface, nous avons déterminé la présence de la nitrocellulose (Fig. 7).

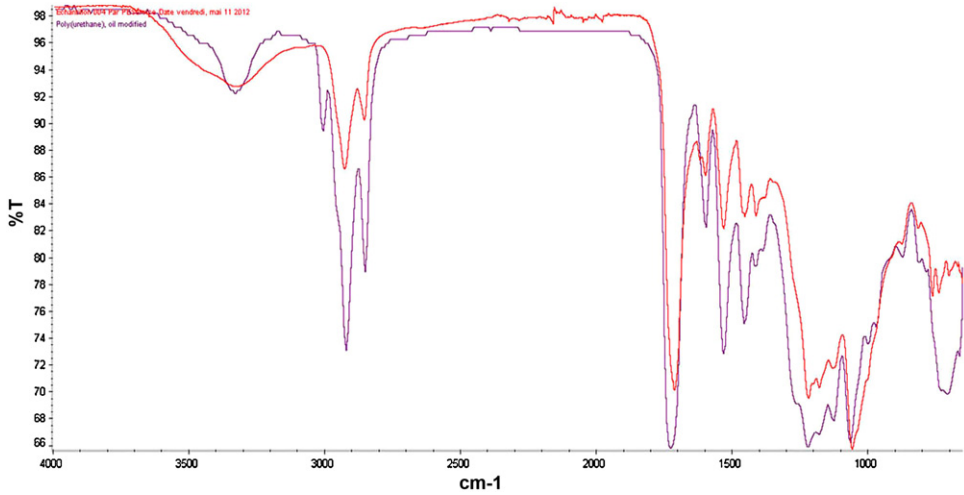


Fig. 4. Spectre ATR-IRTF de l'échantillon IPH 1 – fémur gauche (tracé rouge) et référence de polyuréthane modifiée (tracé violet). Pour l'interprétation des couleurs, voir la version électronique de cet article.

ATR-IRTF spectrum of sample IPH 1 – left femur bone (red line) compared with modified polyurethane reference from database (violet line). For interpretation of references to colors, see the web version of this article.

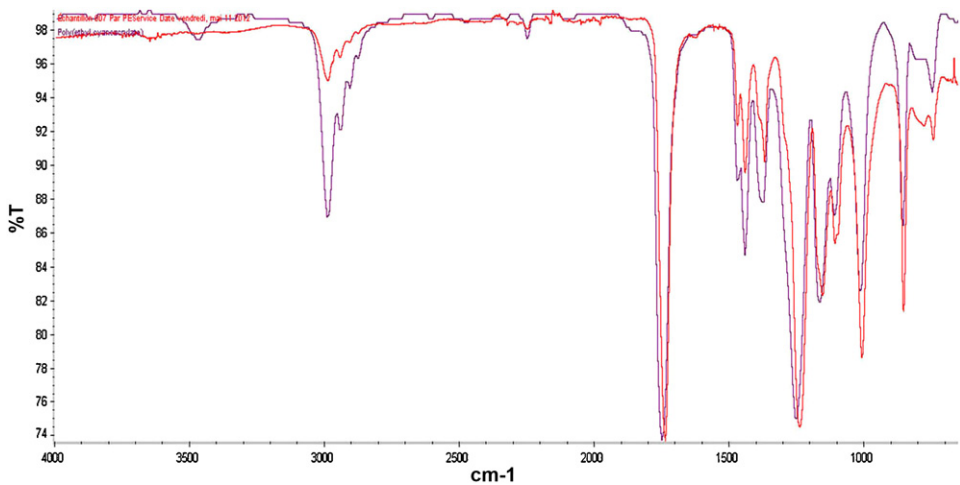


Fig. 5. Spectre ATR-IRTF de l'échantillon IPH 4 – première molaire gauche (tracé rouge) et référence de cyanoacrylate (tracé violet). Pour l'interprétation des couleurs, voir la version électronique de cet article.

ATR-IRTF spectrum of sample IPH 4 – first left molar tooth (red line) compared with cyanoacrylate reference from database (violet line). For interpretation of references to colors, see the web version of this article.

Le prélèvement du tibia gauche (IPH 2) nous a permis de mettre en évidence les éléments d'un pigment utilisé pour patiner les os en brun. Il s'agit de terres argileuses contenant de l'illite (Fig. 8), colorées probablement par des oxydes de fer. Dans cet échantillon, nous avons trouvé également du carbonate de calcium (Fig. 9) dont la présence peut être liée au support (os) et ne pas correspondre à un ajout de calcite dans la patine.

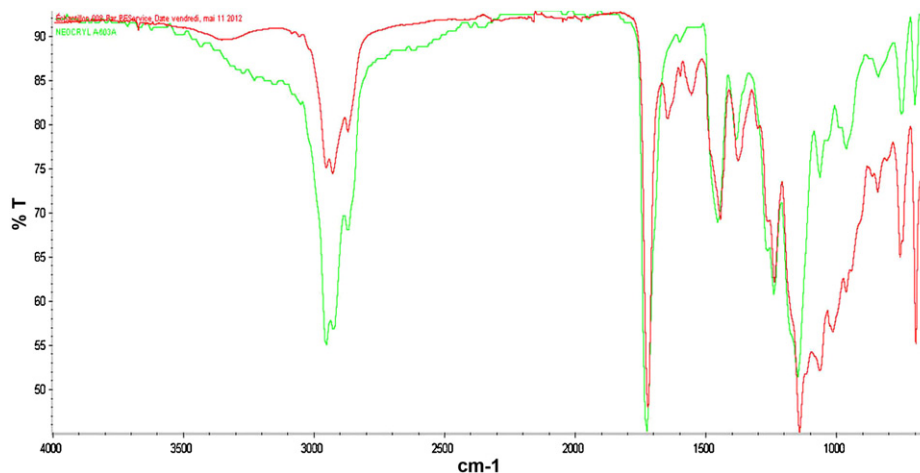


Fig. 6. Spectre ATR-IRTF de l'échantillon IPH 5 – peinture de la corne frontale, côté corne/dorure (tracé rouge) et référence d'acrylate (tracé vert). Pour l'interprétation des couleurs, voir la version électronique de cet article. Pour l'interprétation des couleurs, voir la version électronique de cet article.

ATR-IRTF spectrum of sample IPH 5 – paint layer from the frontal horn, measured on horn/gilding face (red line) compared with acrylate reference from database (green line). For interpretation of references to colors, see the web version of this article.

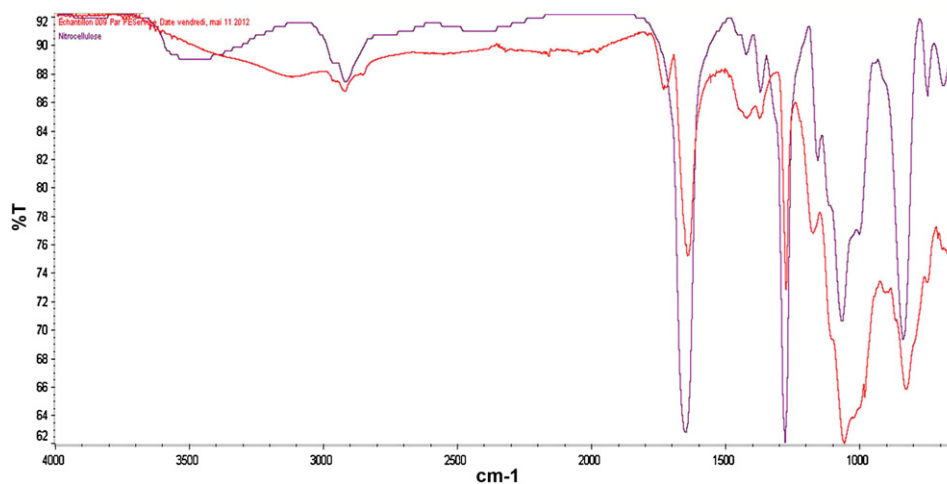


Fig. 7. Spectre ATR-IRTF de l'échantillon IPH 5 – peinture de la corne frontale, surface (tracé rouge) et référence de nitrocellulose (tracé violet). Pour l'interprétation des couleurs, voir la version électronique de cet article.

ATR-IRTF spectrum of sample IPH 5 – paint layer from the frontal horn, measured on external face (red line) compared with nitrocellulose reference from database (violet line). For interpretation of references to colours, see the web version of this article.

3.4. Conclusion à l'étude du traitement des ossements

D'après les observations effectuées sur le spécimen, le vernis polyuréthane modifié avec de l'huile, identifié dans les prélèvements IPH 1 et IPH 3, semble entièrement recouvrir le squelette.

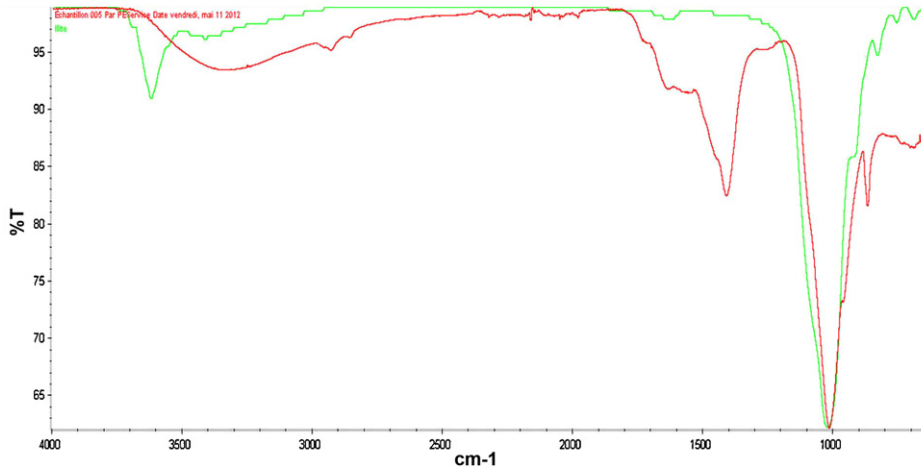


Fig. 8. Spectre ATR-IRTF de l'échantillon IPH 2 – tibia gauche (tracé rouge) et référence d'illite (tracé vert). Pour l'interprétation des couleurs, voir la version électronique de cet article.

ATR-IRTF spectrum of sample IPH 2 – left tibia bone (red line) compared with illite reference from database (green line). For interpretation of references to colors, see the web version of this article.

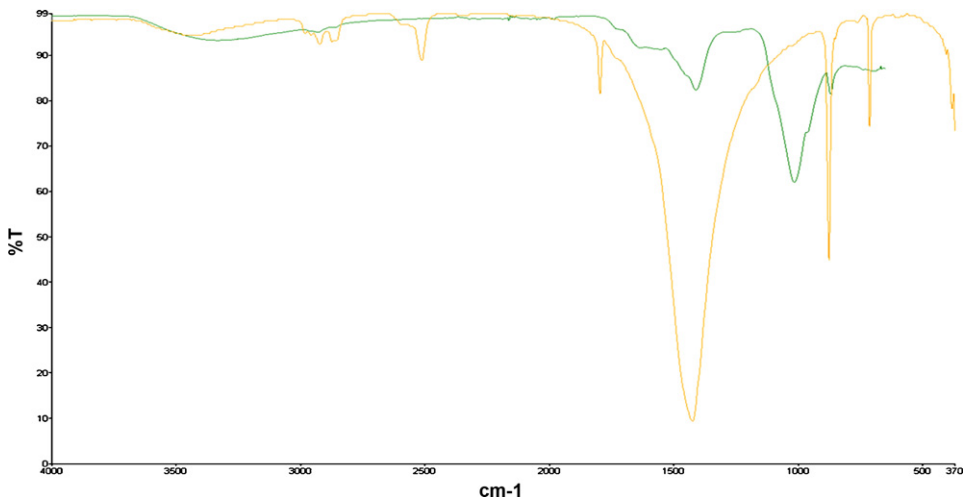


Fig. 9. Spectre ATR-IRTF de l'échantillon IPH 2 – tibia gauche (tracé vert) et référence de calcite (tracé orange). Pour l'interprétation des couleurs, voir la version électronique de cet article.

ATR-IRTF spectrum of sample IPH 2 – left tibia bone (green line) compared with calcium carbonate calcite reference from database (orange line). For interpretation of references to colors, see the web version of this article.

Cette couche repose, au moins par endroits, sur une couche colorée constituée d'une argile (IPH 2), ayant probablement servi à l'uniformisation de la couleur des os. Les dents et la corne frontale (IPH 4 et IPH 5) ont été traitées différemment. Les identifications de couches les recouvrant ne permettent pas d'attester de leur contemporanéité avec le traitement du reste du squelette.

Les différents types de polymères qui ont servis à traiter le squelette n'indiquent pas de manière précise les périodes d'intervention. En effet, pour certaines substances, comme le nitrate

de cellulose, les débuts d'application comme vernis datent des années qui ont suivi la première guerre mondiale (Selwitz, 1988) et son utilisation est toujours d'actualité. Les polyuréthanes sont développés à partir de 1937, suite à la découverte du professeur Otto Bayer (Prisacariu, 2011) ; mais, leur commercialisation ne commence que dans les années 1950 (Prisacariu, *ibid.*), tout comme pour les peintures basées sur les résines acryliques. Les premiers adhésifs cyanoacrylates ont été commercialisés par la compagnie Eastman Kodak à partir du 1958 (Quinn, 2005).

Les différents composants identifiés montrent la variété des traitements appliqués au rhinocéros de l'IPH : collage au niveau de certaines dents probablement rapportées, homogénéisation de la couleur de l'ensemble des ossements du squelette et reprise de la corne frontale. L'étude paléontologique détaillée qui suit confirme l'histoire complexe de l'assemblage du squelette et permet de la préciser.

4. Étude anatomique et biométrique

Cette étude a été réalisée alors que le squelette était provisoirement démonté. Comme nous le verrons ci-après, les ossements appartiennent au genre *Coelodonta* Bronn, 1837 et à l'espèce *C. antiquitatis* (Blumenbach, 1799) (principaux synonymes : *Rhinoceros lenensis* Pallas, 1773 ; *Rhinoceros tichorhinus* Fischer, 1811 ; *Rhinoceros tichorhinus* Cuvier, 1812). L'espèce a été décrite pour la première fois par Pallas (1769, 1773), puis étudiée en détail par Cuvier (1812) et Brandt (1849). Une étude moderne portant sur un important échantillon a été publiée par C. Guérin (1980, 1982) et réactualisée récemment (Guérin, 2010).

Selon Deng (2008), le genre *Coelodonta* apparaît en Chine du Nord au Pliocène terminal, avec *Coelodonta nihowanensis* Benshun, 1978, dont la taille est petite pour le genre et les nasaux étroits. *C. nihowanensis* évolue graduellement pour donner *Coelodonta tologojensis* Beliaeva, 1966, espèce de Transbaïkalie occidentale dont les jugales ne sont pas encore hypsodontes et qui présente un corps moins massif et des os des membres plus élancés que *C. antiquitatis*. *C. tologojensis* est très probablement l'ancêtre direct de *C. antiquitatis*, apparu lui aussi en Chine du Nord, où il est l'espèce de rhinocéros la plus représentée (Tong, 2001). *C. antiquitatis* a progressivement étendu son aire de répartition au reste de l'Asie du nord et à l'Europe, où il apparaît vers la fin du Pléistocène moyen, au début de l'avant dernière glaciation (Riss, qui débute avec le MIS 10). Il disparaît à la fin de la dernière glaciation (Würm, MIS 2 à 4) lors de la grande extinction qui s'est produite entre 13 000 et 10 000 ans BP.

Nous avons comparé, os par os et dent par dent, le spécimen de l'IPH avec un important échantillon de *C. antiquitatis* européens. Le référentiel utilisé pour les diagrammes des rapports est la moyenne de 30 à 40 individus adultes du *Diceros bicornis* actuel, le rhinocéros « noir » africain (valeurs in Guérin, 1980, 2010)¹.

4.1. Le crâne

Le crâne est à peu près complet et l'effacement des sutures montre qu'il est adulte. Il se caractérise par le grand allongement du massif facial, la cloison nasale complètement ossifiée

¹ Toutes les dimensions sont en mm. Les abréviations suivantes sont utilisées : abs. : absolu ; anat. : anatomique ; art. : articulaire ; D : molaire de lait ; DAP : diamètre antéro-postérieur ; DDV : diamètre dorso-ventral ; dia : diaphyse ; DT : diamètre transversal ; dist : distal ; H : hauteur ; H ant. : hauteur antérieure ; L : longueur ; l : largeur ; min : minimum ; M : molaire ; Mc : métacarpien ; Mt : métatarsien ; n : nombre de spécimens ; P : prémolaire ; prox : proximal.

(même si elle n'est pas complètement conservée sur le spécimen de l'IPH), l'insertion des deux cornes bien marquée, le dièdre aigu du chignon qui surplombe les condyles occipitaux loin vers l'arrière et le pseudo-méat auditif piriforme fermé en bas, par contact des apophyses post-glénoïde et post-tympanique. Les processus antéorbitaires sont très nets. Les processus sus-orbitaires sont bien marqués, mais leurs limites sont floues. Les processus post-orbitaires sont forts. La face occipitale est haute, très oblique vers l'arrière et le haut, bien trapézoïdale, limitée vers le haut par une grande crête convexe et sa largeur maximale se situe au niveau des apophyses mastoïdes. Les condyles occipitaux sont perpendiculaires au plan sagittal. Enfin, le tubercule basi-occipital est très fort. Tous ces caractères sont ceux de *C. antiquitatis* (Guérin, 1980).

Le Tableau 1 donne les dimensions du spécimen de l'IPH (16 variables) comparées à celles d'un échantillon de 26 à 62 crânes de *C. antiquitatis* du Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. La longueur de l'échancrure nasale (variable n° 4) exceptée, les dimensions du crâne étudié sont proches de la moyenne de l'échantillon de comparaison.

Le diagramme des rapports (Fig. 10) inclut les valeurs extrêmes de l'échantillon de comparaison, la moyenne d'un échantillon de deux à sept crânes adultes originaires de Sibérie et la moyenne des valeurs relevées sur deux crânes de *C. antiquitatis praecursor* de la fin du Pléistocène moyen d'Europe (Guérin, 2010). Ce graphe montre que le crâne de l'IPH est proche de la moyenne de notre échantillon sibérien, que tous deux se situent parfaitement (sauf pour la variable n° 4) à l'intérieur des valeurs extrêmes de la sous-espèce nominale *C. antiquitatis antiquitatis*, mais que les proportions crâniennes de *C. antiquitatis praecursor* sont différentes. Le crâne de l'IPH appartient donc à la sous-espèce nominale de *C. antiquitatis*, dont l'aire de répartition s'étendait sur toute l'Europe et l'Asie du Nord.

4.2. Les cornes

Le crâne du spécimen de l'IPH porte deux cornes : la postérieure (frontale) est un moulage, mais l'antérieure (nasale) est authentique (Fig. 11). Soulignons que les cornes de rhinocéros ne se fossilisent normalement pas. Les seules cornes fossiles connues appartiennent à des *C. antiquitatis*, conservés dans les pergélisols de Sibérie nord-orientale (Shidlovskiy et al., 2012). Une exception est constituée par les cornes retrouvées sur deux momies de *C. antiquitatis* conservées dans les ozocérites de Starunia, alors en Pologne, mais elles ont disparu au moment de leur découverte (Fortelius, 1983). Cette conservation exceptionnelle nous a offert l'occasion d'une étude poussée de la corne nasale du spécimen de l'IPH, son examen anatomique a donc été complété par une étude multi-analytique.

4.2.1. Examen anatomique de la corne nasale

La corne nasale étudiée ici pourrait appartenir au même individu que le crâne décrit ci-avant. Elle présente des caractéristiques typiques : aspect général fibreux (Chernova et Kirillova, 2010) ; alternance de bandes transversales claires et sombres ; section pouvant être très aplatie transversalement ; courbure antérieure portant un méplat² induit par les frottements sur la neige lorsque le rhinocéros la dégagait pour trouver sa nourriture (Fortelius, 1983 ; Shidlovskiy et al., 2012).

Le DAP de la corne à sa base est de 186 mm, son DT est de 57 mm, sa longueur selon la plus grande courbure (donc le long du bord antérieur) est de 890 mm et la distance en ligne droite de la

² Sur la corne nasale du spécimen de l'IPH, ce méplat mesure : 320 × 40 mm.

Tableau 1

Dimensions comparées du crâne et de la mandibule du squelette monté de *Coelodonta antiquitatis* de l'IPH.
 Compared dimensions of the skull and the mandible of the IPH *Coelodonta antiquitatis* skeleton.

Crâne			<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	n° variable		N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.	
Long. occipito-nas.	2	740	51	723,71	666	800	31,60	4,37	
Dist. nasal-chignon	3	790	47	782,49	706	883	36,96	4,72	
L. échancr. nas.	4	250	51	205,87	183	237	11,68	5,67	
l. AR.crâne constr.	5	118,5	55	125,83	111	144,5	7,89	6,27	
Dist. éch.nas.-orbite	9	153,5	62	151,37	128	178	10,51	6,94	
l. grde crête occip.	15	192 ^a	49	206,39	150	257,5	21,20	10,27	
l. apo. masto.	16	280	50	273,06	245	313	16,59	6,07	
l. proc. post. O	18	218,5	41	216,56	180,5	257	15,76	7,28	
l. proc. sus O	19	252	39	247,92	213	320	19,74	7,96	
l. proc. anté. O	20	305	39	287,49	224	360	29,23	10,17	
l. arc. zygom.	21	360	31	336,13	308	383	19,92	5,93	
H. face occip.	23	184	48	174,05	141,5	208	14,27	8,20	
l. palais niv. P2	28	75	29	63,40	45	76	9,92	15,64	
l. palais niv. P4–M1	29	97,5	26	87,17	63	103	9,67	11,09	
DT trou occip.	31	72	56	60,03	43	76	5,92	9,87	
DT ext. cond. occip.	32	166,5	53	157,07	137	177,5	9,87	6,28	
Mandibule			<i>Coelodonta antiquitatis</i>						
	n° variable	G	D	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
H. br. horiz. entre P4–M1	5		105,5	59	96,66	75	126	9,85	10,19
H. br. horiz. entre M1–M2	6	96		53	101,09	74	124	9,84	9,73
H. br. horiz. entre M2–M3	7	99		55	100,79	79	126	10,10	10,03
DT br. horiz. entre P4–M1	9	52	60	54	61,82	49,5	77	5,72	9,26
DT br. horiz. sous AV M3	10	42		57	57,57	47	78	7,03	12,21
L. symphyse	11		124	22	122,07	79	158	17,13	14,03
DT condyle	14	78,5	97,5 ^a	7	99,93	93	108	5,21	5,21
H. condyle	15	234		15	264,17	227	334	29,70	11,24
H. apo. Coronoïde	16	262		2	331,50	306	357	36,06	10,88

IPH : Institut de paléontologie humaine ; é-type : écart-type ; coef. var. : coefficient de variance.

^a Mesure estimée.

base à la pointe est de 700 mm (valeur minimale puisque la pointe de la corne n'est pas totalement conservée). Ces dimensions entrent dans la fourchette des quelques variables disponibles (Fortelius, 1983), mais restent inférieures à celles du très grand spécimen sibérien de Sakha-Yakutia (Kirillova et Shidlovskiy, 2010).

Une radiographie de la corne nasale a été effectuée sur une seule bande de film RX argentique³. Elle fait apparaître, sur toute la surface de la corne, de longues fibres de kératine,

³ Les clichés radiographiques ont été effectués au C2RMF à l'aide d'un générateur Isovolt 400 et d'un film Kodak AA400. Paramètres d'exposition : 80 KV/7 mA/1'30'' de pose/générateur situé à 1,50 m de la corne/sans utilisation de filtres au niveau de la fenêtre du générateur.

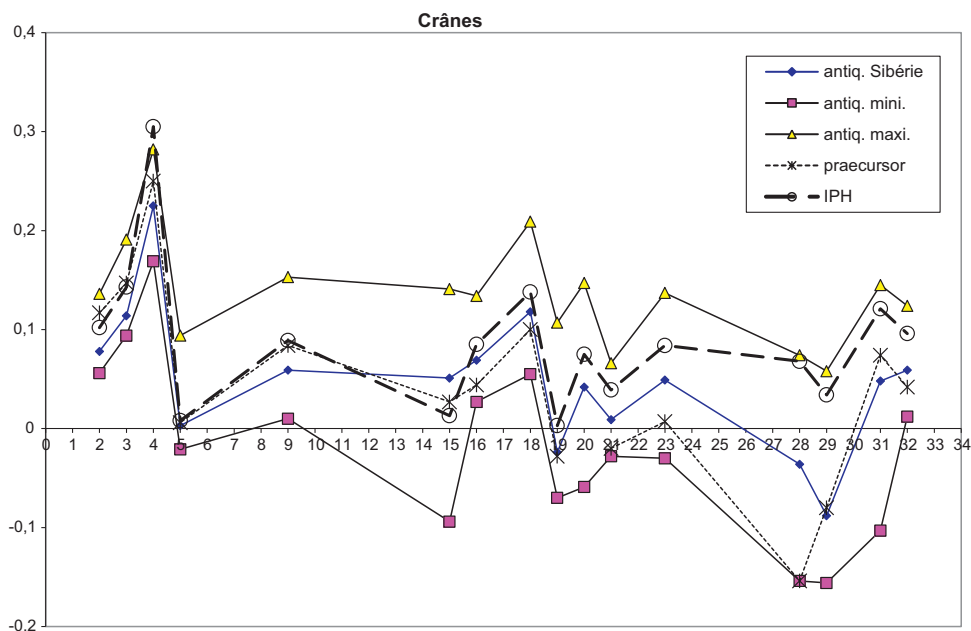


Fig. 10. Diagramme des rapports du crâne : valeurs du crâne du *Coelodonta antiquitatis* de l'IPH comparées aux valeurs moyennes de *C. antiquitatis* sibériens, aux valeurs moyennes de *C. antiquitatis* precursor, et aux valeurs extrêmes des *C. antiquitatis* européens. (Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, une partie de celles du Tableau 1).

Simpson diagram of the skull: values of the IPH *Coelodonta antiquitatis* skull compared with the mean values of Siberian *C. antiquitatis*, those of *C. antiquitatis* precursor, and the extreme values of European *Coelodonta antiquitatis*. (The variables on the X-axis are a part of those of Table 1, in the same order).

parfois agglomérées. Les réseaux de fibres les plus visibles et les plus nombreux sont situés à la base de la corne, au niveau du tenon métallique (Fig. 12).

Un certain nombre de bandes transversales sombres, de 10 à 20 mm d'épaisseur, situées à intervalles irréguliers, sont visibles sur toute la longueur de la corne (Fig. 13). Vingt-deux bandes sombres ont été dénombrées, valeur non exhaustive étant donnée la difficulté à pouvoir toutes les appréhender et la mauvaise conservation de la partie distale de la corne. Une paire bande sombre – bande claire correspondant à une année (Kirillova et Shidlovskiy, 2010), l'individu qui portait cette corne était âgé d'au moins 22 ans (Fortelius, 1983 a décompté un maximum de 18 à 24 bandes transversales).

4.2.2. Étude multi-analytique de la corne nasale

La corne de rhinocéros est composée de fibres agglomérées, issues de la couche supérieure de la peau de l'animal, l'épiderme (Ryder, 1962). Cette structure explique l'aspect strié de la corne. Chaque fibre, appelée *lamina*, est composée de tubules de quelques centaines de microns de diamètre, assemblés dans une matrice intertubulaire. Composées d'une protéine particulière : la kératine (également présente dans l'épiderme et les phanères), les tubules sont formés de cellules de quelques microns de large, disposées en couches concentriques, autour d'un canal central (Hieronymus et al., 2006). Les *laminae* prélevées sur la corne nasale du rhinocéros laineux, à la base de celles-ci, ont fait l'objet d'une datation (cf. 5.1. Datation par le carbone-14 de la corne) mais aussi d'une étude multi-analytique, afin d'en étudier la composition chimique moléculaire à



Fig. 11. Crâne et cornes du rhinocéros laineux de l'Institut de paléontologie humaine (©J. Escobar).
Skull and horns of the woolly rhinoceros skeleton of the Institute of human palaeontology (©J. Escobar).

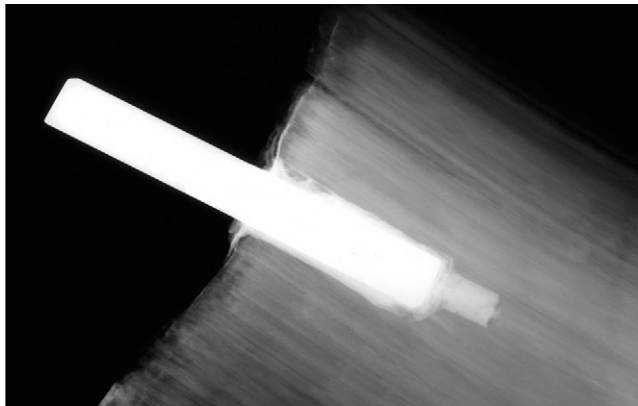


Fig. 12. Fibres de Kératine, particulièrement visibles au niveau du tenon (©J. Marsac).
Keratin fibers, especially visible near the tenon (©J. Marsac).

l'échelle submicrométrique. De plus, certaines parties, creusées, présentaient une coloration rouge. Outre la possibilité d'une dégradation du matériau biologique (initialement marron), une autre hypothèse a été proposée : la coloration pourrait correspondre à une couche de préparation à base d'oxyde de fer et de colle de peau, préalable à une dorure.

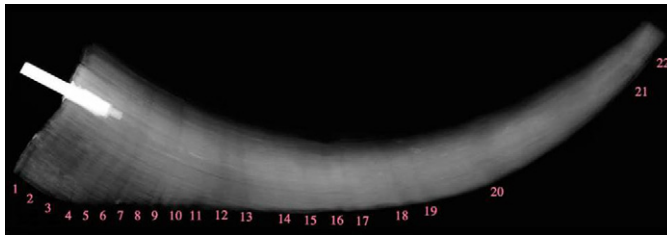


Fig. 13. Nombre de bandes transversales sombres visibles sur la radiographie et situées à intervalles irréguliers (©J. Marsac).

Number of transverse dark bands that are visible on the X-ray at irregular intervals (©J. Marsac).

Dans un premier temps, les *laminas* ont été observées au microscope optique⁴, afin de préciser l'aspect de surface. Cette observation préalable a été complétée par une analyse en microdiffraction des rayons X (DRX)⁵, afin de préciser la nature des matières cristallisées déposées à la surface de la corne. Dans un second temps, des coupes transversales ont été réalisées sur des fibres marrons et des fibres rouges, afin d'analyser l'intérieur de celles-ci en haute résolution spatiale. Afin de les manipuler aisément, les *laminas* ont été incluses et coupées par ultramicrotomie (Mazel et al., 2006). En effet, grâce à cette technique, utilisée en biologie et en physique pour la préparation des échantillons observés en microscopie électronique à transmission, l'échantillon affleure au niveau d'une surface plane et non polluée⁶. Suite à l'analyse élémentaire avec un détecteur dispersif en énergie couplé à un microscope électronique à balayage (MEB-EDX)⁷, nous avons effectué une autre analyse chimique, moléculaire, à l'échelle des tubules. La technique utilisée est l'imagerie par spectrométrie de masse d'ions secondaires à temps de vol (TOF-SIMS en anglais), qui permet d'identifier et de localiser de nombreuses molécules organiques et minérales, à l'échelle du micron. Applicable à tous types de matériaux, comme par exemple, dans le domaine du patrimoine, des coupes de peinture (Richardin et al., 2011b) ou des tissus biologiques anciens (Cersoy et al., 2012), le TOF-SIMS donne accès à la composition chimique de la surface de l'échantillon (Brunelle et al., 2005). Ces analyses ont été réalisées au CNRS, à l'Institut de chimie des substances naturelles, à Gif-sur-Yvette, à l'aide d'un appareil TOF-SIMS IV (ION-TOF GmbH, Münster, Allemagne).

Sous le microscope optique, les fibres rouges semblent recouvertes d'une gangue responsable de la coloration. Cette couche est parfois absente sur certaines portions longitudinales de la *lamina*. On remarque également la présence de cristaux translucides et de grains noirs, liés probablement à un dépôt minéral de surface (Fig. 14).

⁴ Microscope Nikon-Labophot-2 avec des lentilles de grossissement $\times 5$ à $\times 50$.

⁵ Les expériences de microdiffraction ont été réalisées avec un tube Rigaku Micromax002, une optique de type Kirchpatrick-Baez et un détecteur 2D R-Axis IV ; les fibres ont été directement déposées dans un capillaire.

⁶ Quelques *laminas* réunies en fagot, ont donc été incluses en résine polyester Sody 33 (E.S.C.I.L., Chassieux, France). Une fois sec, le bloc obtenu est taillé et fraisé en forme de pyramide tronquée. Les coupes transverses, d'un micron d'épaisseur, sont faites au niveau de cette surface d'un mm^2 à l'aide d'un couteau diamant.

⁷ Nous avons utilisé un microscope électronique à balayage XL 30 CP ESEM (Philips Co., Pays-Bas). La surface du bloc d'inclusion n'a pas été métallisée, afin de permettre des analyses ultérieures de celui-ci. Pour éviter que le bloc de résine, très isolant ne se charge trop, rendant impossible l'observation, nous avons travaillé en pression partielle, à 0,7 mbar.

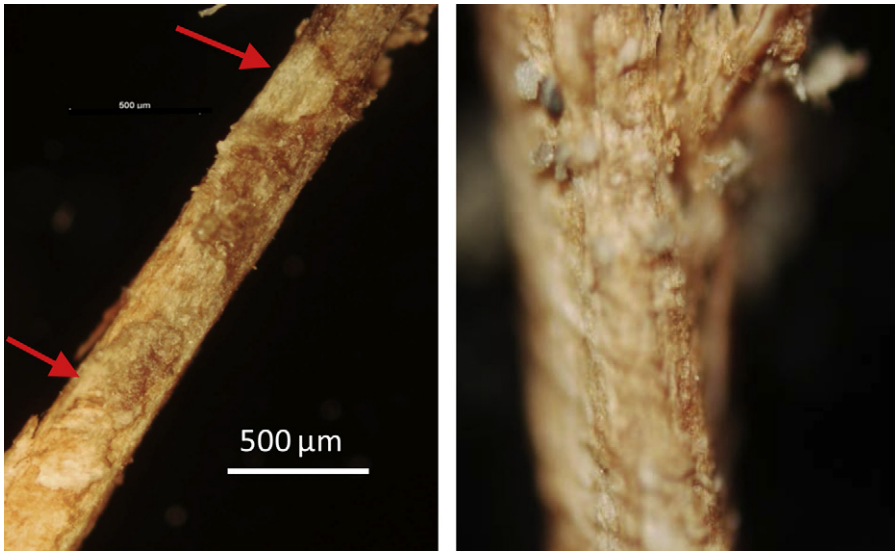


Fig. 14. Photographies au microscope optique de fibres rouges. À gauche, grossissement : $\times 5$. Les flèches indiquent une zone de la fibre dépourvue de dépôt rouge. À droite, zoom sur les grains de surface, grossissement : $\times 10$.
Optical image of red fibres. On the left, magnification $\times 5$. The arrows show an area without red deposit. On the right, zoom on the surface grains, magnification $\times 10$.

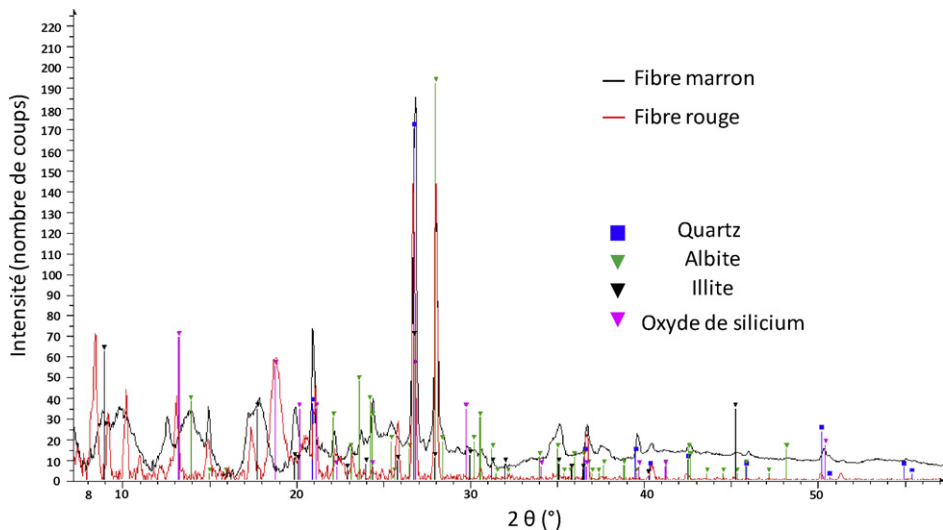


Fig. 15. Spectres en microdiffraction des rayons X d'une fibre marron (en noir) et d'une fibre rouge (en orange) en capillaire. Sur ces spectres sont identifiés le quartz (en bleu), la silice (en rose), l'albite (en vert) et l'illite (en noir). Pour l'interprétation des couleurs, voir la version électronique de cet article.

X-Ray microdiffraction spectra of a brown (in black) and a red (in orange) fibre, set in a capillary. Identification of quartz (in blue), silica (in pink), albite (in green) and illite (in black) is indicated on the spectra. For interpretation of references to colors, see the web version of this article.

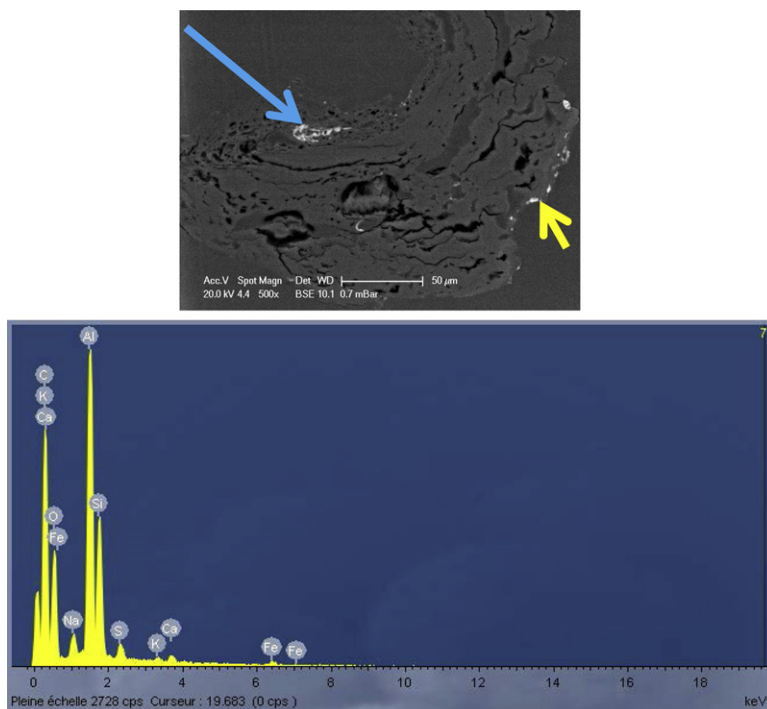


Fig. 16. Image MEB d'un tubule de fibre marron en coupe transversale (mode BSE, pression partielle : 0,7 mbar) et spectres EDX acquis le long de la fibre, correspondant à la zone externe claire d'une fibre rouge (dépôts de surface). *SEM image of a brown fiber tubule prepared in cross section (BSE mode, pressure: 0.7 mbar) and EDX-spectra of the external part of a red fiber (surface deposits).*

L'analyse par diffraction des rayons X (DRX) a révélé que ces grains diffractant correspondent à des aluminosilicates. Nous avons en effet identifié (Fig. 15) du quartz (silicates SiO_2), de l'albite (un aluminosilicate $\text{NaAlSi}_3\text{O}_8$) ainsi que de l'illite, un minéral argileux dérivé d'aluminosilicates, de formule $(\text{K}, \text{H}_3\text{O})(\text{Al}, \text{Mg}, \text{Fe})_2(\text{Si}, \text{Al})_4\text{O}_{10}[(\text{OH})_2, (\text{H}_2\text{O})]$. La présence de ces minéraux, courants dans les sédiments, résulte probablement de l'enterrement du squelette pendant plus de 10 000 ans. Nous avons également remarqué que les spectres de fibres marron (en noir sur la Fig. 15) et de fibres rouges (en rouge sur la Fig. 15) sont très proches. On note toutefois la présence de quelques pics supplémentaires dans le cas des fibres rouges mais ceux-ci n'ont pas pu être attribués.

Préalablement à l'analyse chimique en EDX, l'observation au microscope électronique, en mode dit *Backscattering Electrons* (BSE) donne accès à une cartographie en contraste chimique : les zones de l'échantillon contenant des éléments chimiques lourds apparaissent en contraste clair tandis que les éléments plus légers apparaissent en noir (Brisset, 2008). Ainsi, sur la coupe transversale de la corne, on distingue trois zones principales (Fig. 16) :

- une zone étendue centrale sombre contenant des lamelles concentriques de cellules épidermiques du tubule. Cette zone présente de nombreux trous et la résine d'inclusion n'a pas réussi à pénétrer au cœur du tubule pour le consolider. Les coupes de corne de rhinocéros présentées dans la littérature (Lynch et al., 1973) présentent le même aspect, ce qui laisse

supposer que ces détériorations sont dues à la réalisation même de ces coupes dans un matériau trop fragile ;

- une zone interne claire (flèche bleue sur la Fig. 16) ;
- des grains externes clairs (flèche jaune sur la Fig. 16).

Ces observations ont orienté nos analyses élémentaires en EDX.

Les grains de la zone externe contiennent majoritairement du silicium et de l'aluminium mais aussi du sodium. En complément de cette étude et afin de déterminer la composition du revêtement rouge, une analyse EDX a également été menée directement sur la surface longitudinale de la fibre, sans inclusion ni coupe. Le spectre des grains clairs sur les images BSE, fait apparaître, en plus des éléments détectés sur la zone externe au niveau de la coupe, la présence de potassium et d'un peu de fer (spectre de la Fig. 16). Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus en DRX, l'illite, le quartz et l'albite étant composés de ces éléments. La zone centrale contient essentiellement du carbone, de l'oxygène et du soufre ce qui est cohérent pour un matériau kératinisé. La kératine est en effet une protéine riche en soufre, du fait de la présence dans sa séquence de cystéine. Dans la partie claire interne de la fibre en coupe transverse, on détecte la présence de calcium, d'oxygène et de carbone. Hieronymus explique que la résistance de la corne de rhinocéros provient, d'une part, de la mélanine présente dans la matrice intertubulaire, protégeant les *laminas* des UV, et d'autre part, de la présence de phosphates de calcium conférant à la corne sa résistance mécanique (Hieronymus et al., 2006). Cela pourrait expliquer la détection de calcium. Notons toutefois que nous n'avons pas détecté de phosphore.

L'imagerie minérale et organique par TOF-SIMS permet d'apporter des informations plus précises et localisées sur la kératine de la corne et la nature des phosphates de calcium évoqués par Hieronymus. L'analyse des *laminas*, marron comme rouges, révèle la présence, dans le spectre de masse, de nombreux fragments d'acides aminés ou de fragments de chaîne polypeptidique, ce qui traduit la présence de protéines. Les fragments majoritaires proviennent des acides aminés proline, alanine, glycine, thréonine et sérine ce qui correspond à la séquence de la kératine de corne. L'image par spectrométrie de masse de la somme des différents fragments d'acides aminés est présentée Fig. 17 (kératine) et permet de voir que la kératine est présente dans toute la fibre. De plus, la présence en quantité importante, surtout au centre de la fibre, de fragments soufrés (soufre Fig. 17) va également dans le sens de l'identification de la kératine. Nous avons également remarqué qu'il n'y avait pas de différence chimique entre les tubules et la matrice qui les entoure. Ainsi, la kératine, protéine particulièrement résistante au temps, peut encore être détectée dans la corne d'un rhinocéros laineux.

Sur la fibre rouge, on détecte aussi des traces de fer (Fig. 17) et d'hydroxyproline (qui pourrait correspondre au collagène de la colle utilisée pour l'éventuelle dorure), mais leur localisation au sein de la fibre semble peu compatible avec l'hypothèse d'une dorure externe. De plus, aucune trace d'or résiduel n'a été détectée.

La présence d'aluminosilicates, sur la partie externe de la fibre a également été confirmée.

On constate également, la présence de calcium et de phosphates, répartis de façon inhomogène dans la fibre et partiellement colocalisés. L'analyse en imagerie TOF-SIMS en haute résolution spatiale permet de visualiser plus précisément leur localisation respective. On voit sur la superposition d'images ioniques que les ions phosphates, effectivement partiellement colocalisés avec le calcium, semblent imbriqués entre les lamelles kératinisées du tubule de corne (Fig. 18).

Afin de préciser la nature de ces phosphates de calcium, le spectre de masse correspondant uniquement aux zones où phosphates et calcium sont détectés a été extrait de l'acquisition de l'image. Le rapport entre les intensités de deux ions phosphates particuliers, PO_2^- , m/z 62,96 et

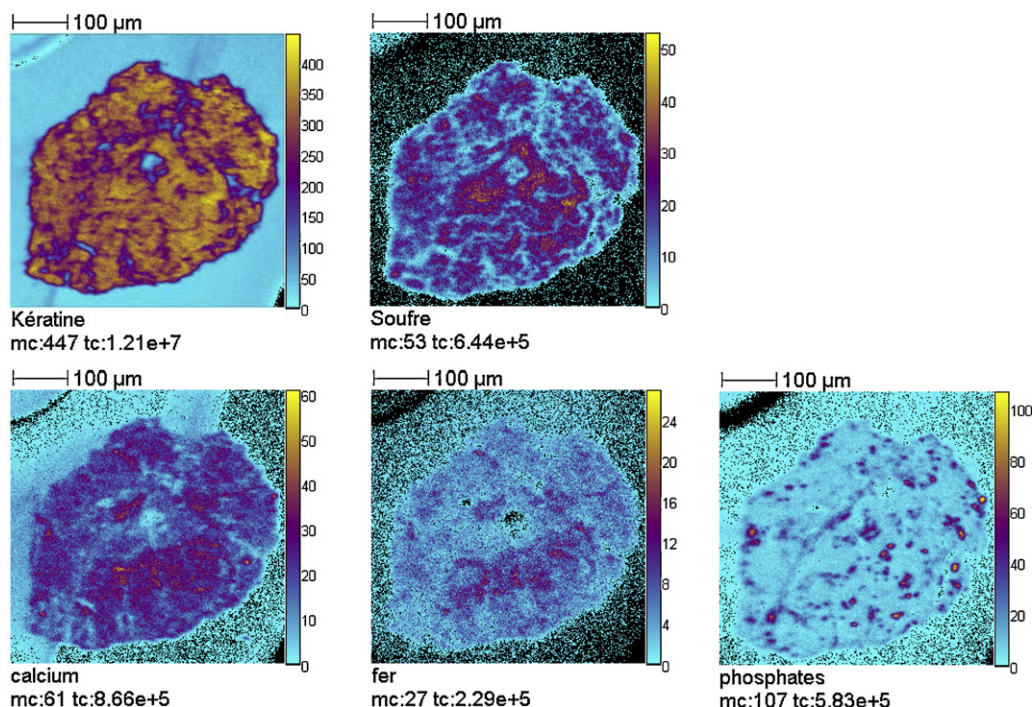


Fig. 17. Analyse TOF-SIMS d'une fibre rouge. Images par spectrométrie de masse de tous les ions correspondant aux fragments d'acides aminés (kératine), au calcium et ses hydroxydes (calcium), et au fer (mode d'ionisation positif), ainsi qu'au soufre et aux ions phosphates (mode d'ionisation négatif). Taille des images : $500\text{ }\mu\text{m} \times 500\text{ }\mu\text{m}$; 256×256 pixels, taille des pixels : $1,95\text{ }\mu\text{m}$. Une échelle de teinte avec l'amplitude en nombre de coups est indiquée à droite de chaque image. L'amplitude de l'échelle de teinte correspond au maximum de coups dans l'image mc. tc correspond au nombre total de coups pour une image somme donnée (somme des coups de tous les pixels de l'image somme).

TOF-SIMS analysis of a red fiber. Mass spectrometry images of the sum of all the amino acid fragment ions (keratin), of calcium and its hydroxides (calcium) and of iron (positive ion mode), as well images of sulphur and phosphates fragments (negative ion mode). Field of view $500\text{ }\mu\text{m} \times 500\text{ }\mu\text{m}$; 256×256 pixels, pixel size $1.95\text{ }\mu\text{m}$. Color scale bars, with amplitude in number of counts, are indicated to the right of each sum image. The amplitude of the color scale corresponds to the maximum number of counts mc. tc is the total number of counts recorded for the specified compound (sum of counts in all the pixels).

PO_3^- , m/z 78,96 a été établi à partir de ce spectre recalculé de phosphates de calcium. Chusuei propose en effet un critère de différenciation de phases de phosphates de calcium basé sur le rapport des aires des pics $\text{PO}_3^-/\text{PO}_2^-$. Il distingue ainsi, en TOF-SIMS, sur des poudres, les hydroxyapatites, les phosphates tricalciques (α et β), les phosphates octocalciques, les phosphates de calcium amorphes et la brushite (Chusuei et al., 1999).

Pour tester la méthode sur des tissus biologiques, nous avons calculé ce rapport pour un os moderne. Le rapport obtenu, d'une valeur de 0,84, correspond bien à une hydroxyapatite comme attendu. Dans le cas d'un os plus ancien, le rapport est légèrement supérieur, intermédiaire d'après l'étude de Chusuei, entre une hydroxyapatite et un phosphate d'octocalcium, ce qui suggère une modification de la phase minérale de cet os au cours de la diagenèse. Dans le cas du rhinocéros laineux étudié ici, le rapport mesuré, dans les parties riches en phosphates et calcium, sur la coupe de corne, vaut 1,5. Cela correspondant à une phase amorphe de phosphates de

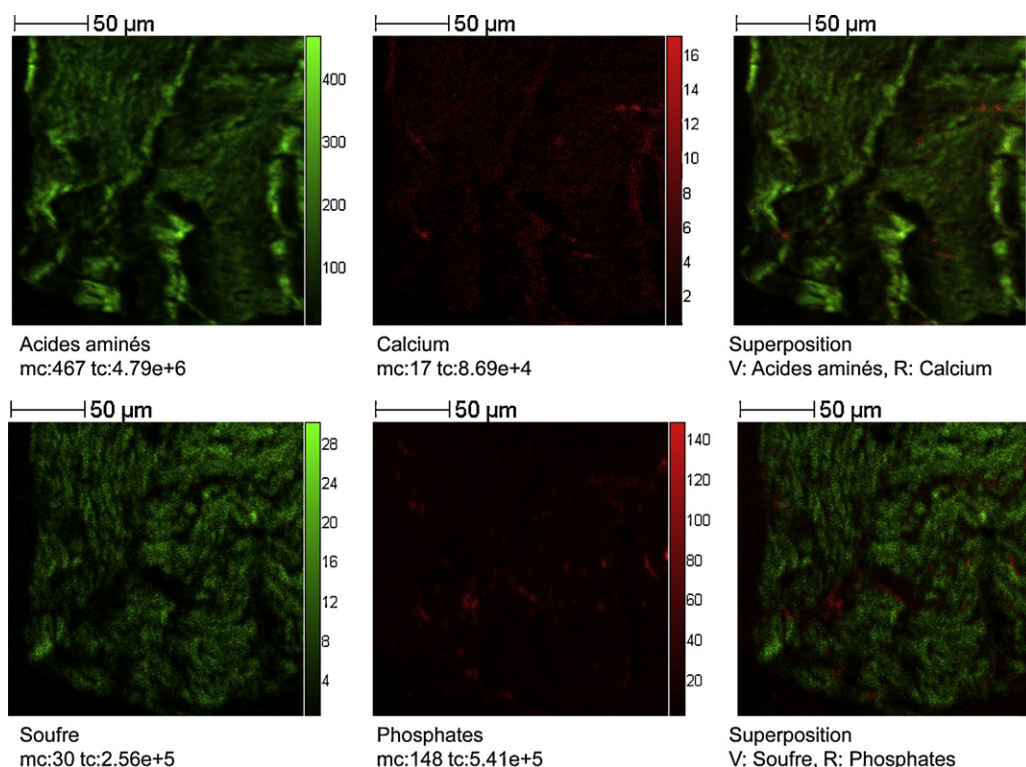


Fig. 18. Images par spectrométrie de masse TOF-SIMS en haute résolution spatiale. En haut : images de la somme des ions fragments d'acides aminés en vert (kératine), du calcium en rouge et leur superposition bicolor (mode d'ionisation positif). En bas : images de la somme des ions du soufre en vert (kératine), et des phosphates en rouge, ainsi que leur superposition bicolor (mode d'ionisation négatif). Taille des images : $200\ \mu\text{m} \times 200\ \mu\text{m}$; 512×512 pixels, taille des pixels : 390 nm. Pour l'interprétation des couleurs, voir la version électronique de cet article.

TOF-SIMS high spatial resolution mass spectrometry images Top: images of the sum of the amino acid fragment ions (green, keratin), calcium (red), and two color overlay between these images (positive ion mode). Bottom: images of the sum of sulphur fragment ions (green, keratin), of the phosphates (red), and two color overlay between these images (negative ion mode). Field of view: $200\ \mu\text{m} \times 200\ \mu\text{m}$; 512×512 pixels, pixel size 390 nm. For interpretation of references to colors, see the web version of this article.

calcium. Il serait intéressant de pouvoir mesurer ce même rapport dans le cas d'une corne moderne de rhinocéros, afin de connaître en outre la phase native des phosphates de calcium dans la corne de rhinocéros et de savoir si cette phase minérale, comme dans l'os, subit des dégradations au cours du temps. Notons également que cette information sur la nature de la phase des phosphates de calcium, internes à la fibre, n'aurait pas pu être obtenue par une méthode globale (comme la DRX) mais est possible en imagerie par spectrométrie de masse TOF-SIMS grâce à la localisation précise du composé dans la coupe, et à la possibilité d'extraire uniquement certaines données locales ainsi que par la possibilité de réaliser des quantifications relatives.

Cette étude en imagerie chimique a donc permis de mettre en évidence la composition de la corne. Nous avons en particulier montré que la kératine, composant majoritaire de ce phanère, est encore présente et semble ne pas avoir subi de dégradation chimique. La structure interne des fibres de corne, par ailleurs peu documentée, a pu être observée précisément, en microscopie électronique.

L'utilisation de l'imagerie par spectrométrie de masse TOF-SIMS a permis en outre de visualiser précisément les tubules et la matrice kératinisés. Nous avons également mis à profit la capacité de cette méthode à analyser simultanément les phases minérales pour localiser les composés présents à la surface, et l'utilisation de la diffraction des rayons X a permis de préciser la nature des dépôts de surface résultant de l'enfouissement de la corne depuis de nombreuses années. Enfin, la capacité du TOF-SIMS à distinguer différentes phases minérales de phosphates de calcium a pu être pour la première fois illustrée sur des tissus et a montré, dans le cas de la corne de rhinocéros laineux, la présence de ceux-ci sous forme amorphe.

La question de l'origine de la couleur rouge dans les parties creusées de la corne n'est cependant pas résolue. En effet, les quantités et surtout la localisation des composés correspondant à une préparation de dorure (oxyde de fer et hydroxyproline correspondant au collagène de la colle de peau) ne vont pas dans le sens de l'hypothèse de la présence ancienne d'une dorure. La couleur rouge pourrait en revanche provenir d'un composé déposé en surface pour d'autres raisons qui serait difficilement détecté par TOF-SIMS comme par exemple un pigment laqué.

4.3. La mandibule

Elle est moins bien conservée et incomplète. Les dimensions de l'hémi-mandibule droite sont bien supérieures à celles de la gauche (Tableau 1), ce qui atteste l'appartenance à deux individus différents. La jonction vers l'avant des deux branches horizontales, en arrière de la symphyse, est masquée sous le plâtre et l'enduit marron. Cependant, les dimensions des deux hémi-mandibules entrent dans l'intervalle de variation de *C. antiquitatis*. Les caractères qualitatifs sont aussi ceux de cette espèce : la branche horizontale présente une face externe convexe verticalement, une face interne sub-verticale et un bord ventral épais et bien convexe d'avant en arrière, avec une zone d'inflexion située entre P/4 et M/1 ; le bord antérieur de la branche montante est fortement oblique vers l'arrière et le haut.



Fig. 19. Crâne du rhinocéros laineux de l'Institut de paléontologie humaine ; vue de la face inférieure et des jugales supérieures (©J. Escobar).

Skull of the woolly rhinoceros skeleton of the Institute of human palaeontology; view of the inferior side and of the upper cheek teeth (©J. Escobar).

Tableau 2

Dimensions comparées des dents du squelette monté de *Coelodonta antiquitatis* de l'IPH.
 Compared dimensions of the teeth of the IPH *Coelodonta antiquitatis* skeleton.

Dents supérieures								
	<i>Coelodonta antiquitatis</i>							
	G	D	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
P 2/L	26	26	37	30,95	20,50	37,00	4,23	13,67
P 2/I	33,5	33	50	33,64	27,50	42,00	3,79	11,26
P 3/L	30,5	33,5	70	37,65	24,50	55,00	3,92	10,42
P 3/I	39	43,5	85	41,68	35,00	51,00	3,08	7,39
P 4/L	39,5	37	67	43,34	35,50	58,00	4,18	9,65
P 4/I	47	45,5	83	48,49	41,50	60,00	3,41	7,02
M 1/L		51,5	63	50,85	33,50	58,50	4,23	8,33
M 1/I		57	84	53,32	43,50	63,00	3,46	6,48
M 2/L	57,5		88	56,24	47,00	65,50	3,76	6,69
M 2/I	56,5	53,5	98	55,73	45,00	63,00	3,25	5,83
L des P	91		18	89,22	77	100	7,43	8,33
L P3/-4/	66		21	63,81	54	72,5	5,57	8,73
Dents inférieures								
	<i>Coelodonta antiquitatis</i>							
	G	D	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
D/3 L	38	31,5	30	36,97	32,00	41,50	1,87	5,06
D/3 I	21	22	34	20,28	17,00	24,00	1,46	7,19
M/1 L	44		64	46,38	38,00	56,00	3,88	8,36
M/1 I	33		93	29,81	23,00	36,00	2,20	7,39
M/2 L	50		80	50,04	42,00	58,50	3,27	6,53
M/2 I	32		100	31,41	24,00	38,50	2,27	7,22

IPH : Institut de paléontologie humaine ; é-type : écart-type ; coef. var. : coefficient de variance.

4.4. Les dents jugales

Les rangées dentaires supérieures sont incomplètes (Fig. 19) : à gauche ne subsistent que les trois prémolaires P2/-P4/ ; la première molaire est plus probablement une M2/ remontée à la place de la M1/ et est suivie d'un bourgeon dentaire difficile à identifier, dont la détermination spécifique pose un problème ; à droite la rangée comprend les trois prémolaires et les deux premières molaires M1/ et M2/ ; les maxillaires endommagés vers l'arrière n'ont pas conservé les dernières molaires.

À une exception près, les dents supérieures du spécimen de l'IPH sont caractéristiques de *C. antiquitatis* avec leur dessin occlusal anguleux, leur émail très chagriné, leur forte hypsodontie, la complication des bordures de l'ectopophe et l'allongement des replis internes accroissant la surface triturante. L'ectopophe est ondulé avec un parastyle saillant, un pli du paracône petit mais net encadré par deux dépressions, un mésostyle épais et saillant, un métastyle plus ou moins divergent. Les trois prémolaires de chaque côté présentent une médifossette fermée par coalescence distale du crochet et de la crista, ce qui est le cas général chez *C. antiquitatis*. Elles sont fortement usées et montrent que l'individu auquel appartenait le crâne était adulte. En outre, les dimensions des jugales supérieures (Tableau 2) se placent toutes dans l'intervalle de variation d'un important échantillon de *C. antiquitatis* d'Europe occidentale.



Fig. 20. Mandibule du rhinocéros laineux de l'Institut de paléontologie humaine (©J. Escobar).
Mandible of the woolly rhinoceros skeleton of the Institute of human palaeontology (©J. Escobar).

Pour les jugales inférieures, on note des erreurs de remontage et l'implication de plusieurs individus d'âge bien différent (Fig. 20). Sur l'hémi-mandibule gauche, M/1 et M/2 sont en place ; mais l'existence d'une D/3 est peu compatible avec le fort degré d'usure de la M/1, qui impliquerait la présence à sa place d'une troisième prémolaire au lieu d'une molaire de lait. L'erreur la plus notable est la présence d'une deuxième prémolaire supérieure (par ailleurs très usée et placée à 90° de son axe longitudinal) à la place de la quatrième prémolaire inférieure. Sur l'hémi-mandibule droite, les dents témoignent d'un individu beaucoup plus jeune car la D/3 est en place, ainsi que la M/1, cette dernière n'étant pas encore à table. Les dimensions des jugales inférieures correspondent toutes à *C. antiquitatis* (Tableau 2). Ces dents ont un émail chagriné, du ciment, une forte hypsodontie, un contour anguleux de la table d'usure. Les molaires, sans cingulum sur les côtés, ont des vallées en V à différence de niveau assez forte, l'antérieure étant toujours plus éloignée du collet que la postérieure.

4.5. Les vertèbres

Hormis l'atlas et l'axis, qui n'appartiennent pas au même individu, les vertèbres ont été remontées dans un ordre plutôt aléatoire, et une pièce exogène a été introduite. Il s'agit d'une cervicale de bison.

L'arc ventral de l'atlas présente une face supérieure échancrée par une vaste *fovea dentis* et sa face inférieure porte en arrière un tubercule ventral très saillant, orienté vers l'arrière. L'arc dorsal, plus épais que le ventral, porte un petit tubercule dorsal épais. Chaque aile porte un gros foramen alaire.

Les dimensions de l'atlas⁸ entrent dans la fourchette de variation des mesures comparatives de *C. antiquitatis* (Guérin, 1983).

⁸ DT articulaire ant. : 168 mm ; DDV articulaire ant. : 75 mm ; hauteur : 140 mm ; DT articulaire postérieur : 160 mm.

Tableau 3

Dimensions comparées des humérus et radius du squelette monté de *Coelodonta antiquitatis* de l'IPH.Compared dimensions of the humerus and radius of the IPH *Coelodonta antiquitatis* skeleton.

Humérus								
	G	D	<i>Coelodonta antiquitatis</i> N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	405 ^a		28	434,96	382	475	19,67	4,52
DT prox	182 ^a	198 ^a	30	195,92	172	218	11,61	5,93
DAP prox	166 ^a	157 ^a	21	188,52	157	220	16,81	8,91
DT dia.	82	112	83	83,96	68	114	7,61	9,06
DAP dia.	86	92	83	86,52	62	107	7,86	9,09
DT distal	165		60	165,68	135	194	11,26	6,80
DAP distal	125		60	128,05	101	164	9,46	7,38
Radius								
	G	D	<i>Coelodonta antiquitatis</i> N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Longueur	370	361	82	379,85	334	413	17,97	4,73
DT prox	106	108	111	113,05	98	126	6,57	5,81
DAP prox	76 ^a	66	109	77,78	55	93	5,90	7,59
DT dia.	58,5	57	108	63,31	54	75,5	4,71	7,43
DAP dia.	40	39	105	45,57	35	57	4,84	10,63
DT distal	107	115,5	83	118,20	101	142	8,21	6,95
DAP distal	69,5	73,5	77	76,46	62	92	5,91	7,73

IPH : Institut de paléontologie humaine ; é-type : écart-type ; coef. var. : coefficient de variance.

^a Mesure estimée.

L'épine de l'axis est brisée dans sa partie supérieure. Le corps est court, avec une crête ventrale longitudinale tranchante qui se termine par un fort tubercule caudal, très développé vers le bas. L'apophyse odontoïde est un cône avec une face dorsale plane et une face ventrale articulaire passant, sans transition, à deux grandes expansions latérales.

4.6. Les scapulas

Elles présentent les caractéristiques anatomiques de *C. antiquitatis* : articulation à contour sub-rectangulaire ; tubercule sus-glénoïdal puissant ; apophyse coracoïde à peine visible ; absence d'échancrure glénoïdale.

Les dimensions des scapulas gauche et droite du squelette de l'IPH sont légèrement en dessous de la moyenne des valeurs de comparaison (Guérin, 1983)⁹.

⁹ Dimensions des spécimens respectivement gauche et droit : longueur : 415 et 425 mm ; DAP sus-articulaire : 143,5 et 131 mm ; DAP articulaire : 100 et 100 mm ; DT articulaire : 75 et 70,5 mm ; DAP du col : 88,5 et 107 mm ; DT du col : 44 et 34 mm.

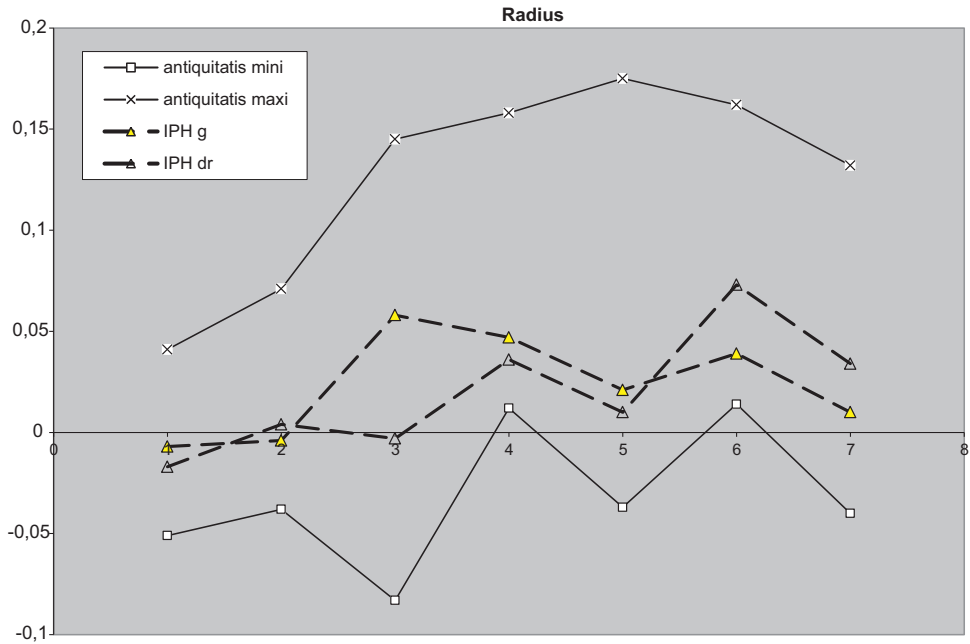


Fig. 21. Diagramme des rapports du radius : valeurs des deux os du squelette monté de *Coelodonta antiquitatis* de l'IPH comparées aux valeurs extrêmes des *C. antiquitatis* européens. (Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 3).

Simpson diagram of the radius: values of the two bones of the IPH *Coelodonta antiquitatis* skeleton compared with the extreme values of European *Coelodonta antiquitatis*. (The variables on the X-axis are those of Table 3, in the same order).

4.7. Les humérus

Les humérus du squelette de l'IPH présentent les principaux caractères anatomiques de l'humérus de *C. antiquitatis* : vaste tête articulaire arrondie ; sommet et convexité du trochiter peu distincts l'un de l'autre ; large coulisse bicipitale à section en U asymétrique ; tubérosité deltoïdienne placée assez haut ; large fosse olécrânienne.

Seul l'humérus gauche est mesurable. Cependant, son épiphyse proximale, mal conservée, n'autorise que des mesures approximatives pour la longueur de l'os et les deux diamètres proximaux (Tableau 3). Ces trois dimensions sont inférieures à la moyenne de l'espèce, les autres sont proches de cette moyenne.

Les deux humérus montrent une ossification fraîche du cartilage de conjugaison de l'épiphyse proximale, ils correspondent donc à un (ou deux) individu(s) adultes jeunes.

4.8. Les radius et ulnas

Les radius du squelette de l'IPH sont complets et possèdent les critères anatomiques définis par Guérin (1980) comme typiques de *C. antiquitatis* : l'articulation humérale comporte une facette latérale peu étendue et dont le bord antérieur est très en retrait du bord antérieur de la facette médiale ; le bord postérieur de cette articulation est en V très ouvert ; la tubérosité latérale de l'épiphyse proximale est puissante ; l'insertion du biceps brachial est vaste, souvent profonde

et à peu près médiane. La diaphyse est large et épaisse, avec un fort relief oblique sur la moitié proximale de sa face antérieure. L'articulation distale est limitée vers l'arrière et le haut par une gouttière transversale profonde. Les tubérosités de la face antérieure de l'épiphyse distale sont séparées par une gouttière verticale large et peu profonde.

Quant aux dimensions de ces radius, elles entrent dans les limites de variation de celles de *C. antiquitatis* (Tableau 3 ; Fig. 21). Cependant, elles restent inférieures à la moyenne d'un échantillon de 77 à 111 rhinocéros laineux d'Europe occidentale. En outre, les dimensions et les proportions respectives des deux radius de l'IPH montrent qu'ils ne proviennent pas du même individu.

Les deux ulnas sont incomplètes, dépourvues de leur olécrâne.

4.9. Les carpes

Les os du carpe ont été collés ensemble et recouverts d'un épais enduit marron ; ce qui rend leur mesure et leur étude quasi impossibles. Sur la patte gauche, le pyramidal a été remplacé par un grand cunéiforme et un trapézoïde a été monté à la place de la première phalange du doigt II.

Nous avons pu mesurer les scaphoïdes gauche et droit, dont la longueur (respectivement 84,5 mm et 91,5 mm) est proche de la valeur moyenne obtenue pour un échantillon de 55 *C. antiquitatis* d'Europe occidentale (89,32 mm)¹⁰.

4.10. Les métacarpes

Les métacarpiens sont tous présents et correctement identifiés, mais le montage des carpiens, qui n'ont pu être désolidarisés, a gêné l'observation et la prise des mesures.

Le métacarpien II (Mc II) de *C. antiquitatis* se caractérise par son épiphyse proximale dont la tubérosité postérieure est assez peu développée. Son articulation proximo-latérale est constituée de deux facettes superposées : une inférieure, haute et étendue au maximum sur les deux tiers antérieurs de la face, et une supérieure, beaucoup moins haute faisant avec la précédente un dièdre marqué. L'articulation proximo-médiale, répondant au trapèze, est en ellipse relativement grande. Sa face supérieure est dotée d'une articulation très large, en triangle arrondi, dont le point le plus antérieur est nettement en arrière du point le plus antérieur de l'épiphyse. Enfin, la section de la diaphyse est en ellipse épaissie. Les Mc II du squelette de l'IPH présentent ces différentes caractéristiques anatomiques.

Cependant, seul le Mc II gauche a pu être complètement étudié et mesuré. Ses dimensions se placent parfaitement dans l'intervalle de variation de *C. antiquitatis* (Tableau 4). La longueur et les deux diamètres proximaux se situent un peu en dessous de la moyenne de notre échantillon de comparaison, tandis que les autres variables en sont proches. Les proportions du Mc II gauche sont celles de *C. antiquitatis* (Fig. 22).

Le Mc II droit, pourtant adulte, présente des dimensions très petites, qui sont toujours inférieures à la moyenne de l'espèce et souvent aux valeurs minimales de l'échantillon de comparaison (comptant pourtant de 62 à 70 individus).

Les deux Mc II semblent donc clairement appartenir à deux individus différents.

¹⁰ Pour ce même échantillon, les valeurs extrêmes de la longueur du scaphoïde sont : 76,5 et 99,5 mm, pour un écart-type de 5,04 et un coefficient de variation de 5,79.

Tableau 4

Dimensions comparées des métacarpiens du squelette monté de *Coelodonta antiquitatis* de l'IPH.
 Compared dimensions of the metacarpals of the IPH *Coelodonta antiquitatis* skeleton.

Mc II

		<i>Coelodonta antiquitatis</i>			moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
		G	D	N					
Longueur	1	160,5		69	165,33	148	185	8,33	5,04
DT prox	2	49	28,5	69	53,04	41	66,5	4,78	9,01
DAP prox	3	46,5	39,5	62	46,89	40	58	3,98	8,50
DT dia.	4	44	30,5	70	42,09	31,5	50	3,72	8,83
DAP dia.	5	29	27,5	68	27,26	23	34,5	2,12	7,78
DT maxi dist.	6	48	36	62	48,67	37,5	57	4,14	8,50
DT artic.dist.	7	43,5	29,5	68	43,38	35	55	4,01	9,24
DAP dist.	8	42,5	36,5	66	43,20	35	52,5	3,32	7,70

Mc III

		<i>Coelodonta antiquitatis</i>			moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
		G	D	N					
Longueur	1	174,5	175,5	86	190,40	162	214,5	9,82	5,16
DT prox	2	60,5	70	98	68,31	59,5	79	4,71	6,90
DAP prox	3	45	50	77	52,40	42,5	61,5	4,18	7,97
DT dia.	4	51,5	52,5	93	56,48	46	66	4,03	7,14
DAP dia.	5	28	30,5	90	28,67	23	36,5	2,47	8,61
DT maxi dist.	6	57,5	60,5	80	66,06	57,5	74	3,66	5,54
DT artic.dist.	7	48	51	82	56,09	49	65	3,58	6,39
DAP dist.	8	44	46,5	68	50,86	44	57,5	3,12	6,14

Mc IV

		<i>Coelodonta antiquitatis</i>			moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
		G	D	N					
Longueur	1	158	123 ^a	64	151,78	126,5	176,5	8,48	5,59
DT prox	2		46,5	61	53,47	41	62,5	3,82	7,15
DAP prox	3		41	54	45,10	39	52	2,69	5,95
DT dia.	4	38	30	66	37,48	32	46	2,96	7,90
DAP dia.	5	24	24	65	24,76	20	49	3,71	14,98
DT maxi dist.	6	47,5	40	61	47,72	42	62,5	3,38	7,09
DT artic.dist.	7	42	37	59	45,06	34,5	50,5	3,63	8,06
DAP dist.	8	42,5	38	57	42,24	34	48	2,62	6,19

IPH : Institut de paléontologie humaine ; é-type : écart-type ; coef. var. : coefficient de variance.

^a Mesure estimée.

Le métacarpien III (Mc III) de *C. antiquitatis* se caractérise par : son articulation proximale très élargie, dont le bord antérieur est légèrement sinueux et convexe dans le plan sagittal ; la présence en face latérale de l'épiphyse proximale de deux facettes articulaires successives ; l'existence en face médiale de l'épiphyse proximale d'une facette trapézoïdale plus haute ou plus courte que longue ; sa diaphyse à section en ellipse épaisse. Ses critères morphologiques sont partagés par les deux Mc III du spécimen de l'IPH.

Leurs dimensions se placent parfaitement dans l'intervalle de variation d'un échantillon de 68 à 98 *C. antiquitatis* européens. Leur longueur, le DT de la diaphyse et les trois

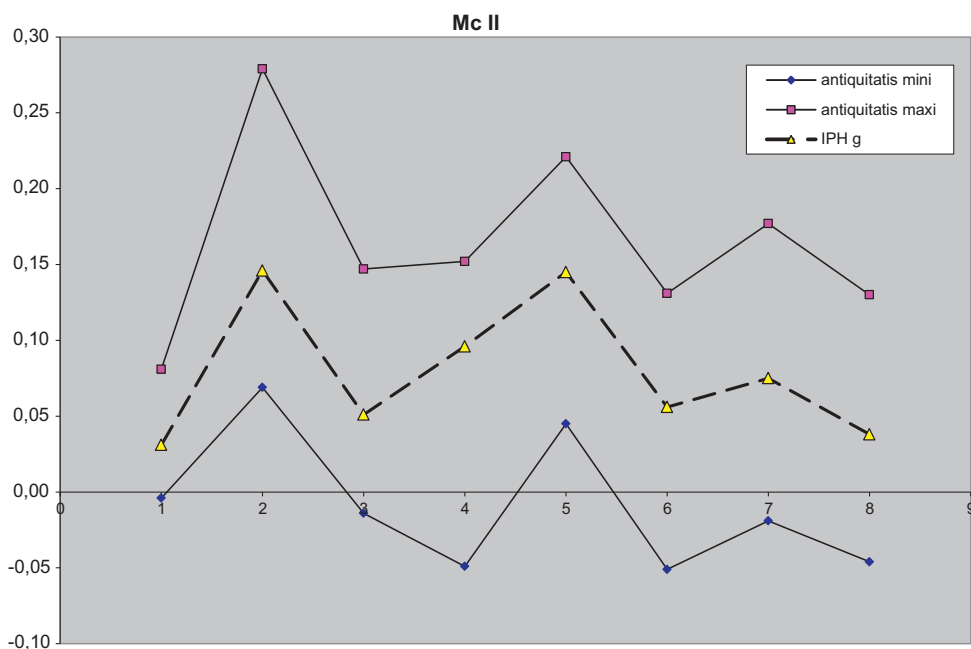


Fig. 22. Diagramme des rapports du Mc II : valeurs du spécimen gauche du squelette monté de *Coelodonta antiquitatis* de l'IPH comparées aux valeurs extrêmes des *C. antiquitatis* européens. (Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 4).

Simpson diagram of the Mc II: values of the left bone of the IPH Coelodonta antiquitatis skeleton compared with the extreme values of European Coelodonta antiquitatis. (The variables on the X-axis are those of Table 4, in the same order).

diamètres distaux se situent cependant en dessous de la moyenne de l'échantillon de comparaison.

Les proportions de ces os sont caractéristiques de l'espèce (Tableau 4 ; Fig. 23) et les deux Mc III appartiennent sans doute au même individu.

Le métacarpien IV (Mc IV) de *C. antiquitatis* présente une articulation proximale en triangle presque isocèle, très élargi en arrière. En face latérale, la facette pour le Mc V est vaste, toujours longue et de hauteur variable. En face médiale de l'épiphyse proximale, on observe deux facettes articulaires successives ou fusionnées en une bande. La diaphyse est épaisse et à section en triangle arrondi ou en ellipse. Les deux Mc IV du squelette étudié ici partagent ces caractéristiques.

Le Mc IV droit est bien plus petit que le gauche, avec des dimensions inférieures à la moyenne de l'espèce et même souvent inférieures aux valeurs minimales des 54 à 66 individus qui composent l'échantillon de comparaison. Les dimensions du McIV gauche sont proches de cette moyenne (Tableau 4 ; Fig. 24).

Il est donc fort probable que les deux Mc IV n'appartiennent pas au même individu.

4.11. Les fémurs

Les deux fémurs du squelette de l'IPH présentent les caractéristiques anatomiques de *C. antiquitatis* : la tête articulaire est très massive, avec une fossette ligamenteuse nette ; le col est

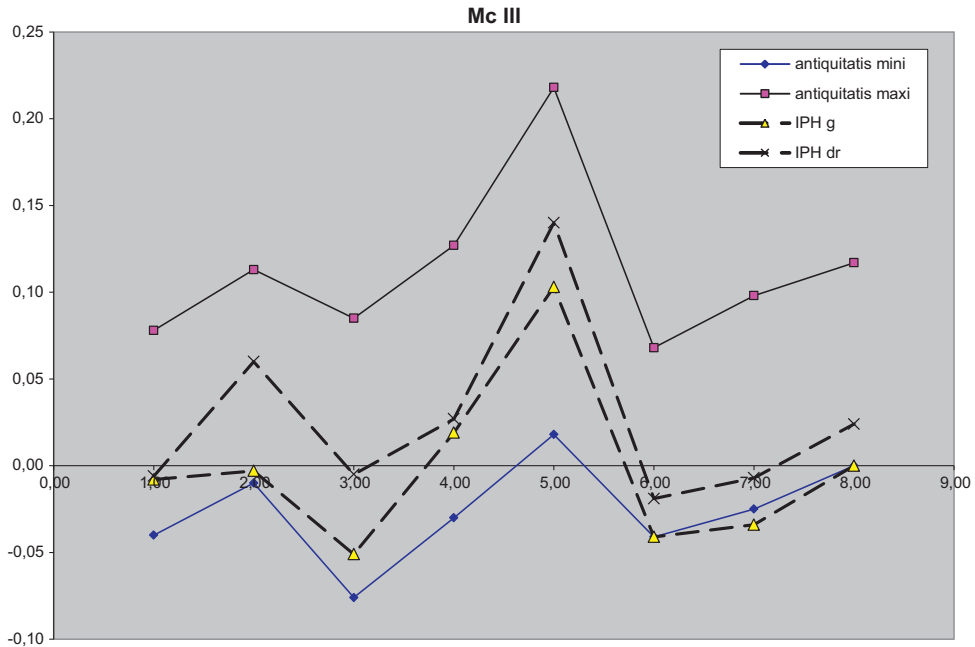


Fig. 23. Diagramme des rapports du Mc III : valeurs des deux os du squelette monté de *Coelodonta antiquitatis* de l'IPH comparées aux valeurs extrêmes des *C. antiquitatis* européens. (Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 4).

Simpson diagram of the Mc III: values of the two bones of the IPH *Coelodonta antiquitatis* skeleton compared with the extreme values of European *Coelodonta antiquitatis*. (The variables on the X-axis are those of Table 4, in the same order).

épais et relativement long ; le grand trochanter est massif ; le trochantin est bas ; le troisième trochanter est implanté assez bas sur la diaphyse ; l'épiphyse distale est très élargie, avec une poulie articulaire dont la lèvre médiale ne s'étend qu'à peine plus bas et pas plus en arrière que la lèvre latérale ; la section de la poulie est en angle droit ou faiblement aigu.

Les dimensions des deux fémurs du spécimen d'étude sont du même ordre que les minima observés pour l'échantillon de comparaison. Soulignons cependant que la longueur des fémurs n'a pu être qu'estimée en raison de la mauvaise conservation de la partie proximale de ces os. Les deux diamètres de l'épiphyse distale sont proches de la moyenne de l'échantillon de comparaison (Tableau 5).

Les deux fémurs semblent avoir appartenu au même individu.

4.12. Les tibias et fibulas

Les principaux caractères anatomiques du tibia de *C. antiquitatis* sont : l'allure générale trapue et massive ; les insertions musculaires très fortes ; la tubérosité tibiale courte, très épaisse et inclinée vers l'extérieur ; les deux lèvres de l'épine assez écartées, la latérale un peu plus haute que la médiale et nettement décalée en arrière de celle-ci ; l'échancrure poplitée peu creusée ; l'articulation distale avec une incisure fibulaire peu creusée et une malléole interne très saillante. Bien qu'ils partagent ces caractéristiques, les deux tibias n'appartiennent certainement pas au même individu. En effet, le tibia droit est nettement plus court que le gauche et son épiphyse proximale est moins volumineuse (Tableau 5).

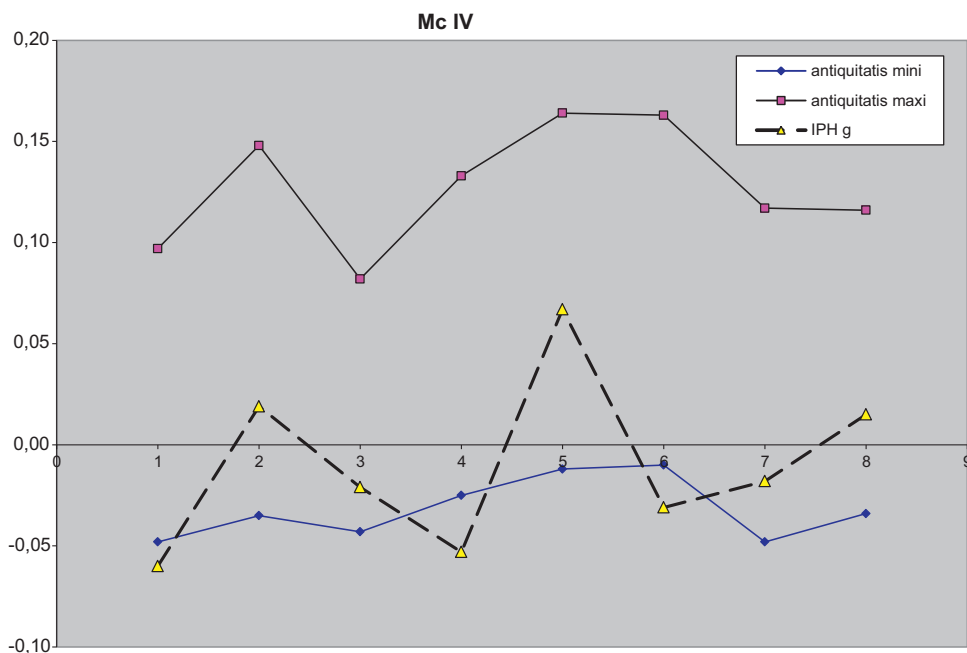


Fig. 24. Diagramme des rapports du Mc IV : valeurs du spécimen gauche du squelette monté de *Coelodonta antiquitatis* de l'IPH comparées aux valeurs extrêmes des *C. antiquitatis* européens. (Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 4).

Simpson diagram of the Mc IV: values of the left bone of the IPH Coelodonta antiquitatis skeleton compared with the extreme values of European Coelodonta antiquitatis. (The variables on the X-axis are those of Table 4, in the same order).

Les dimensions de l'épiphyse proximale du tibia gauche sont proches de la moyenne d'un échantillon de 34 à 89 individus et celles de l'épiphyse distale sont voisines des valeurs minimales de ce même échantillon de comparaison. La Fig. 25 montre que les tibias du squelette de l'IPH ont les proportions typiques de *C. antiquitatis*.

La fibula droite est longue de 300 mm, la gauche de 325 mm.

4.13. Les tarsi

À l'instar des os des carpes, les tarsiens, recouverts d'un enduit marron, n'ont pu être désolidarisés. La plupart n'a donc pas pu être étudiée et mesurée. La phalange I du doigt II gauche a été remplacée par ce qui paraît être un grand cunéiforme ; il en est de même pour la phalange I du doigt V droit.

Les talus du squelette de l'IPH présentent les caractéristiques morphologiques de *C. antiquitatis* : forte taille et grande largeur de l'os ; poulie très large, profonde, bien dissymétrique, avec une lèvre interne abrupte et une lèvre externe longue, légèrement convexe ; poulie oblique limitée vers le bas par une profonde dépression précédée d'un surplomb ; tubercule distal de la face médiale bien individualisé, haut au-dessus du bord distal et proche du bord postérieur ; articulation distale à bord antérieur irrégulier plus ou moins déprimé par une large échancrure au contact des deux facettes ; facette cuboïdienne plus allongée que la naviculairienne et à bord antérieur nettement décalé en avant.

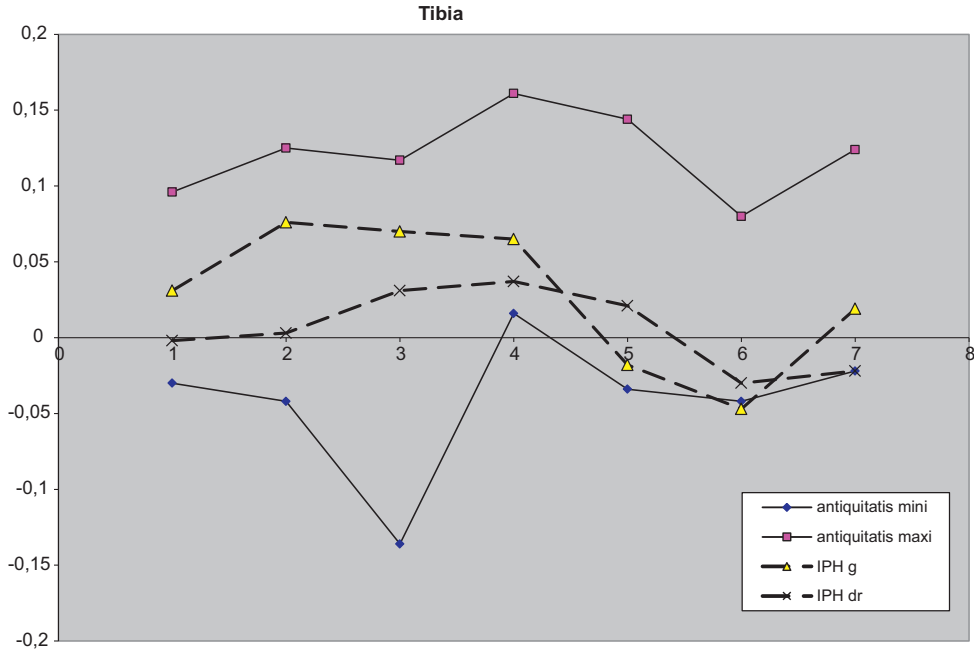


Fig. 25. Diagramme des rapports du tibia : valeurs des deux os du squelette monté de *Coelodonta antiquitatis* de l’IPH comparées aux valeurs extrêmes des *C. antiquitatis* européens. (Les variables en abscisse sont, dans l’ordre, celles du Tableau 5).

Simpson diagram of the tibia: values of the two bones of the IPH *Coelodonta antiquitatis* skeleton compared with the extreme values of European *Coelodonta antiquitatis*. (The variables on the X-axis are those of Table 5, in the same order).

Tableau 5
Dimensions comparées des fémurs et tibias du squelette monté de *Coelodonta antiquitatis* de l’IPH.
Compared dimensions of the femurs and tibias of the IPH *Coelodonta antiquitatis* skeleton.

	<i>Coelodonta antiquitatis</i>							
	G	D	N	moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
Fémur								
Longueur	466 ^a	470 ^a	26	521,63	467	576	28,80	5,52
DT tête	77,5	84	28	104,68	94	116	5,83	5,57
DAP tête	80,5	86	26	99,15	87	113	6,14	6,19
DT épiprox	218 ^a	218 ^a	17	222,56	195	249	15,01	6,74
DT dia.	83,5	81	46	93,22	65	112	8,93	9,58
DAP dia	57,5	53	46	67,16	54	88,5	7,16	10,66
DT distal	150	148	40	157,24	138,5	170	8,66	5,51
DAP distal	185	171,5	18	183,11	159	201,5	11,36	6,20
Tibia								
Longueur	372	345	72	381,36	323,5	433	23,56	6,18
DT prox	145,5	123	41	134,27	111	163	11,25	8,38

Tableau 5 (Suite)

	<i>Coelodonta antiquitatis</i>				moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
	G	D	N						
Tibia									
DAP prox	140	128	34		137,87	87	156	12,84	9,31
DT dia.	66	62	89		70,10	59	82,5	4,84	6,91
DAP dia.	53	58	85		63,06	51	77	5,58	8,85
DT distal	90	93,5	89		106,67	91	120,5	7,02	6,58
DAP distal	77	70	87		82,40	70	98	5,42	6,58

IPH : Institut de paléontologie humaine ; é-type : écart-type ; coef. var. : coefficient de variance.

^a Mesure estimée.

Tableau 6

Dimensions comparées des astragales, calcanei et cuboïdes du squelette monté de *Coelodonta antiquitatis* de l'IPH.
 Compared dimensions of the tali, calcanei and cuboids of the IPH *Coelodonta antiquitatis* skeleton.

	<i>Coelodonta antiquitatis</i>				moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
	G	D	N						
astragale									
l maxi	1	99,5	96,5	118	96,20	84	112	4,98	5,17
Hauteur	2	86,5	61,5	117	87,00	77	102	4,41	5,07
DAP int.	3	63,5	51,5	84	63,18	52	72	4,78	7,57

calcaneum

	<i>Coelodonta antiquitatis</i>				moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
	G	D	N						
Hauteur	1	115	114 ^a	71	129,69	117,5	141	5,49	4,23
DAP sommet	2	69	77	67	75,36	60	90	6,60	8,75
DAP bec	3	66,5 ^a		66	71,85	59,5	86,5	6,01	8,37
DT sust.	6	76		69	78,94	44	93	10,35	13,12
DT sommet	7	51,5	49	70	55,25	45	66	4,46	8,07
DT milieu	8	40,5	37	52	44,39	35	59	4,43	9,99

cuboïde

	<i>Coelodonta antiquitatis</i>				moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
	G	D	N						
Longueur	1	73	75	52	71,87	58,5	82	5,09	7,08
l ant.	2	51,5	57	49	48,82	42,5	56	3,03	6,21

IPH : Institut de paléontologie humaine ; é-type : écart-type ; coef. var. : coefficient de variance.

^a Mesure estimée.

Cependant, ces deux os n'ont probablement pas appartenu au même individu ; le droit étant beaucoup plus bas et moins long que le gauche (Tableau 6). La largeur maximale de chaque talus est légèrement supérieure à la moyenne de l'échantillon de comparaison (118 *C. antiquitatis* européens).

Les traits caractéristiques du calcaneus de *C. antiquitatis* se retrouvent sur les spécimens de l'IPH : la faible différence de hauteur entre le point le plus proximal de l'os et l'avant de la

Tableau 7

Dimensions comparées des métatarsiens du squelette monté de *Coelodonta antiquitatis* de l'IPH.Compared dimensions of the metatarsals of the IPH *Coelodonta antiquitatis* skeleton.

Mt II

		<i>Coelodonta antiquitatis</i>			moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
		G	D	N					
Longueur	1	125,5 ^a	131,5	41	149,24	140	157,5	4,52	3,03
DT prox	2		37,5	38	32,63	27,5	38	2,32	7,10
DAP prox	3		42,5	38	41,93	36,5	51	3,09	7,37
DT dia.	4		29,5	41	30,78	23,5	37	3,31	10,75
DAP dia.	5		28,5	39	26,94	22	32,5	2,05	7,62
DT maxi dist.	6		36,5	40	37,43	31,5	44,5	3,14	8,40
DT artic.dist.	7		32	41	34,26	28	40	2,69	7,85
DAP dist.	8		35,5	38	38,13	33,5	43	1,93	5,07

Mt III

		<i>Coelodonta antiquitatis</i>			moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
		G	D	N					
Longueur	1	161,5	149	77	166,97	143,5	183	7,15	4,28
DT prox	2	65	52	85	57,19	48	65	3,50	6,11
DAP prox	3	44,5	42,5	74	47,63	38	55,5	3,41	7,15
DT dia.	4	46,5	44	84	47,15	39,5	57	3,49	7,40
DAP dia.	5	29	26	80	27,48	22,5	34	2,08	7,57
DT maxi dist.	6	55	50	78	55,03	48	65,5	3,49	6,34
DT artic.dist.	7	51	46,5	80	49,51	42	56	3,31	6,69
DAP dist.	8	46,5	40,5	79	45,39	38	51,5	2,89	6,36

Mt IV

		<i>Coelodonta antiquitatis</i>			moyenne	mini	maxi	é-type	coef. var.
		G	D	N					
Longueur	1	136,5	126 ^a	45	145,61	127	156	6,30	4,33
DT prox	2		52	41	46,20	41	57	3,67	7,95
DAP prox	3	42	36,5	41	44,50	37	51,5	3,14	7,05
DT dia.	4	28,5	35	44	30,23	24	40	3,38	11,19
DAP dia.	5	30	22,5	43	30,43	25,5	36	2,26	7,42
DT maxi dist.	6	33	40,5	39	36,03	31	41	2,33	6,45
DT artic.dist.	7	32,5	38	39	34,78	30	39,5	2,32	6,68
DAP dist.	8	36,5	40	39	40,97	36	46	2,24	5,46

IPH : Institut de paléontologie humaine ; é-type : écart-type ; coef. var. : coefficient de variance.

^a Mesure estimée.

tubérosité ; le bord postérieur convexe dans sa moitié supérieure et légèrement concave en dessous ; en vue postérieure, l'axe du sustentaculum oblique vers le bas.

Les dimensions des deux calcanei sont inférieures à la moyenne de 52 à 71 individus ; la hauteur étant même un peu plus faible que la valeur minimale observée (Tableau 6).

Il est très vraisemblable que les deux calcanei aient appartenu au même individu.

La longueur des deux cuboïdes est un peu supérieure à la moyenne d'un échantillon de 52 *C. antiquitatis*. Il en est de même pour la largeur antérieure du cuboïde gauche ; alors que, celle du droit dépasse le maximum observé parmi 49 individus (Tableau 6).

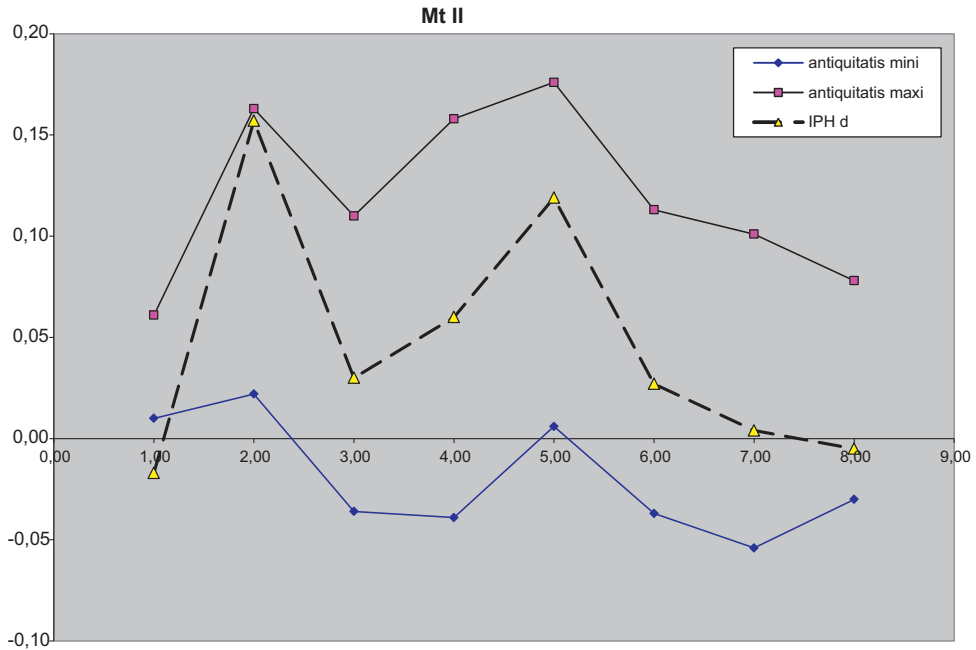


Fig. 26. Diagramme des rapports du Mt II : valeurs pour l'os droit du squelette monté de *Coelodonta antiquitatis* de l'IPH comparées aux valeurs extrêmes des *C. antiquitatis* européens. (Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 7).

Simpson diagram of the Mt II: values for the right bone of the IPH Coelodonta antiquitatis skeleton compared with the extreme values of European Coelodonta antiquitatis. (The variables on the X-axis are those of Table 7, in the same order).

4.14. Les métatarses

Les métatarsiens sont tous présents et correctement identifiés ; mais, le montage des tarsiens, non désolidarisés, a gêné l'observation et la prise des mesures.

Seul le métatarsien II (Mt II) droit a pu être étudié. Il possède les caractéristiques morphologiques de *C. antiquitatis* : une articulation proximale elliptique, allongée, relativement large ; une tubérosité antérieure assez faible ; une articulation dont le point le plus antérieur est proche du point le plus antérieur de la diaphyse ; une articulation proximo-latérale constituée de deux facettes ou d'une bande ; en face postérieure, une facette pour le premier cunéiforme elliptique et limitée verticalement par une gouttière verticale ; une section médiane de la diaphyse en ellipse renflée et arrondie.

Les dimensions du Mt II droit se placent dans l'intervalle de variation de 38 à 41 *C. antiquitatis* ; à l'exception de la longueur (inférieure à la valeur minimum de l'échantillon de comparaison). La plupart des dimensions sont proches de la moyenne ; tandis que la largeur proximale est très forte (Tableau 7 ; Fig. 26).

Les caractères anatomiques du métatarsien III (Mt III) de *C. antiquitatis* sont : la massivité de l'os ; la face articulaire proximale bien plus large que longue, avec le bord antérieur faiblement et régulièrement convexe ; l'articulation proximo-médiale constituée soit de deux facettes successives, soit d'une bande articulaire ; l'articulation proximo-latérale constituée elle aussi soit de deux facettes successives, soit d'une bande articulaire ; la section médiane de la diaphyse

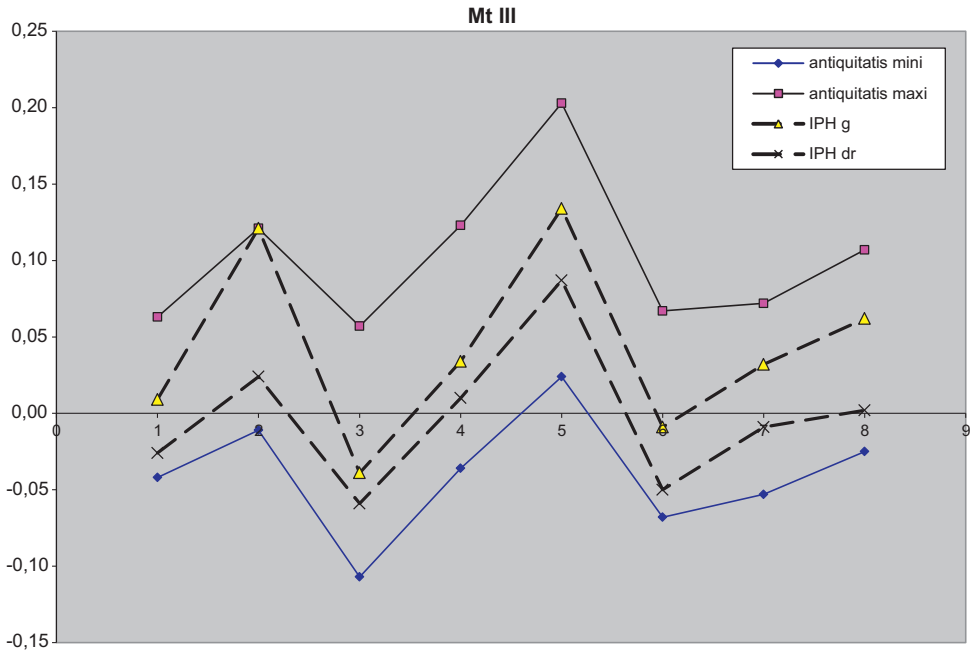


Fig. 27. Diagramme des rapports du Mt III : valeurs des deux os du squelette monté de *Coelodonta antiquitatis* de l'IPH comparées aux valeurs extrêmes des *C. antiquitatis* européens. (Les variables en abscisse sont, dans l'ordre, celles du Tableau 7).

Simpson diagram of the Mt III: values of the two bones of the IPH *Coelodonta antiquitatis* skeleton compared with the extreme values of European *Coelodonta antiquitatis*. (The variables on the X-axis are those of Table 7, in the same order).

variant d'un rectangle arrondi à une ellipse épaisse, avec un bord postérieur toujours plus ou moins déprimé.

Bien que les deux Mt III du squelette de l'IPH possèdent ces caractéristiques, ils n'ont probablement pas appartenu au même individu. En effet, le Mt III gauche est nettement plus fort que le droit. En comparaison avec un échantillon de 74 à 85 individus, le Mt III gauche est légèrement plus court que la moyenne, la largeur de son épiphyse proximale atteint la valeur maximale observée et les autres variables sont proches de la moyenne. Alors que les dimensions du Mt III droit sont toujours inférieures à cette moyenne (Tableau 7 ; Fig. 27).

Le diagramme de dispersion du diamètre transversal de la diaphyse en fonction de la longueur de l'os montre que les deux Mt III du spécimen de l'IPH se situent parfaitement dans le nuage de points de *C. antiquitatis antiquitatis* et correspondent à deux os de petite taille, bien distincts de ceux des *C. antiquitatis praecursor*, plus longs et bien plus étroits (Fig. 28).

Les caractères anatomiques du métatarsien IV (Mt IV) de *C. antiquitatis* sont : os relativement court et trapu ; articulation proximale plus large que longue, en trapèze arrondi, avec un angle antérieur obtus, un bord latéral faiblement convexe et un bord médial à deux pans droits ; articulation proximo-médiale constituée d'une bande en L, parfois de deux facettes successives ; diaphyse à section plus ou moins polygonale. Les deux Mt IV du spécimen de l'IPH présentent ces critères anatomiques. Cependant, leurs dimensions et leurs proportions sont trop différentes pour qu'ils proviennent du même individu. Toutes les dimensions du Mt IV gauche sont inférieures à la moyenne d'un échantillon de 39 à 45 *C. antiquitatis* européens (Tableau 7).

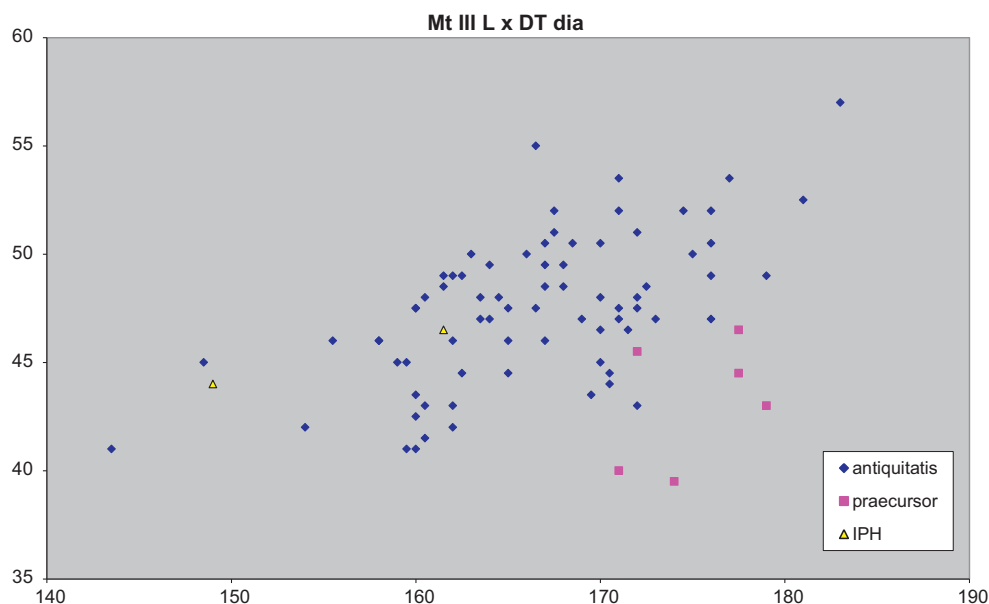


Fig. 28. Diagramme de dispersion, pour les Mt III, du diamètre transversal de la diaphyse (en ordonnées) en fonction de la longueur (en abscisses).

Dispersion diagram of the diaphysis transverse diameter (Y axis) by the length (X axis), for the Mt III.

4.15. Conclusion à l'étude anatomique et biométrique

Malgré certains remontages aléatoires et os incomplets, le squelette de rhinocéros de l'IPH présente un bon état de conservation qui en a permis une étude précise. À cinq exceptions près (une dent indéterminée, une vertèbre de Bison et trois phalanges intermédiaires de Cheval), les os et les dents qui le composent ne se différencient en rien de ceux d'un important échantillon de rhinocéros laineux européens, appartenant à la sous-espèce nominale *Coelodonta antiquitatis antiquitatis*. Soulignons que cette sous-espèce n'est connue qu'au Pléistocène supérieur.

Cependant, comme nous pouvions le supposer (cf. supra histoire du spécimen), ce squelette a été monté à partir d'ossements provenant d'au moins deux individus (cf. mandibule, dents, vertèbres, radius, métacarpes, tibias, talus et métatarses). Les dimensions plutôt modestes des os laissent supposer qu'il s'agit d'individus femelles. En effet, chez cette espèce, il existe un net dimorphisme sexuel au niveau de la taille.

La corne nasale, authentique, nous a également permis d'attribuer un âge d'au moins 22 ans à l'individu qui la portait.

Le rhinocéros laineux, fortement hypsodonte, se nourrissait surtout d'herbacées et aussi de jeunes rameaux d'arbres (conifères et angiospermes). Son environnement était typiquement la steppe froide avec des bouquets d'arbres ; mais, on peut aussi le trouver en contexte de forêt claire (forêt mixte ou de feuillus). Des analyses biogéochimiques ont été menées sur la corne nasale et le squelette de l'IPH, afin de mieux cerner l'environnement dans lequel évoluait le rhinocéros qui la portait, ainsi que son régime alimentaire.



Fig. 29. Photographie de la corne nasale du rhinocéros de l'IPH. a : face latérale droite ; b : face latérale gauche (©C2RMF, D. Bagault).

Picture of the nasal horn of the IPH rhinoceros. a: right lateral side; b: left lateral side (©C2RMF, D. Bagault).

5. Étude géochronologique, paléalimentaire et paléoenvironnementale

L'étude géochimique du spécimen a porté sur plusieurs os longs, des vertèbres et la corne nasale. Elle a débuté par la caractérisation chimique de la composante organique de l'os, et plus précisément du collagène, et celle de la corne, c'est-à-dire la kératine. Le collagène, protéine majoritaire de l'os, possède un *turn-over* de plusieurs années, alors que la kératine, protéine constituant les fibres de poils, se forme au fur et à mesure de la croissance de l'individu et de sa corne nasale. La détermination de la composition en élément carbone (C) et azote (N) du collagène et de la kératine permet d'estimer leur état de conservation quantitative et qualitative.

Pour situer le spécimen de l'IPH d'un point de vue chronologique et afin d'estimer l'homogénéité de l'ensemble du squelette, nous avons réalisé des datations par le carbone-14. Trois éléments du rhinocéros laineux ont été sélectionnés : la corne nasale, le fémur gauche et le tibia gauche. La mesure du carbone-14 a été effectuée sur le collagène pour les os longs et la kératine pour la corne nasale.

Afin de mieux cerner le régime alimentaire du rhinocéros, nous avons complété nos investigations en effectuant des analyses biogéochimiques. Celles-ci permettent de reconstituer l'alimentation ainsi que certaines caractéristiques de l'environnement. En effet, les teneurs relatives en carbone-13 (^{13}C) et en azote-15 (^{15}N) des protéines contenues dans le squelette d'un animal (le collagène de l'os, la kératine du poil) reflètent celles de sa nourriture.

5.1. Datation par le carbone-14 de la corne

Les photographies de la corne nasale montrent qu'elle est constituée de l'agglomération de longues fibres (Fig. 29a et 30a), parfois détachées (Fig. 30c, d) ou agglomérées entre elles par une sorte de ciment gris (Fig. 30e). Certaines lacunes laissent apparaître des fibres de couleur rouge prononcée (Fig. 29b, 30b). Sous lumière UV, apparaissent des cristaux incrustés – de 1 à 2 millimètres de diamètre – et qui présentent une fluorescence verte intense (Fig. 30b et 31b). À côté de la tige en métal brillant, qui sert à fixer la corne sur le crâne (Fig. 29a), on peut voir le prélèvement réalisé pour la mesure des isotopes stables (Fig. 30f).

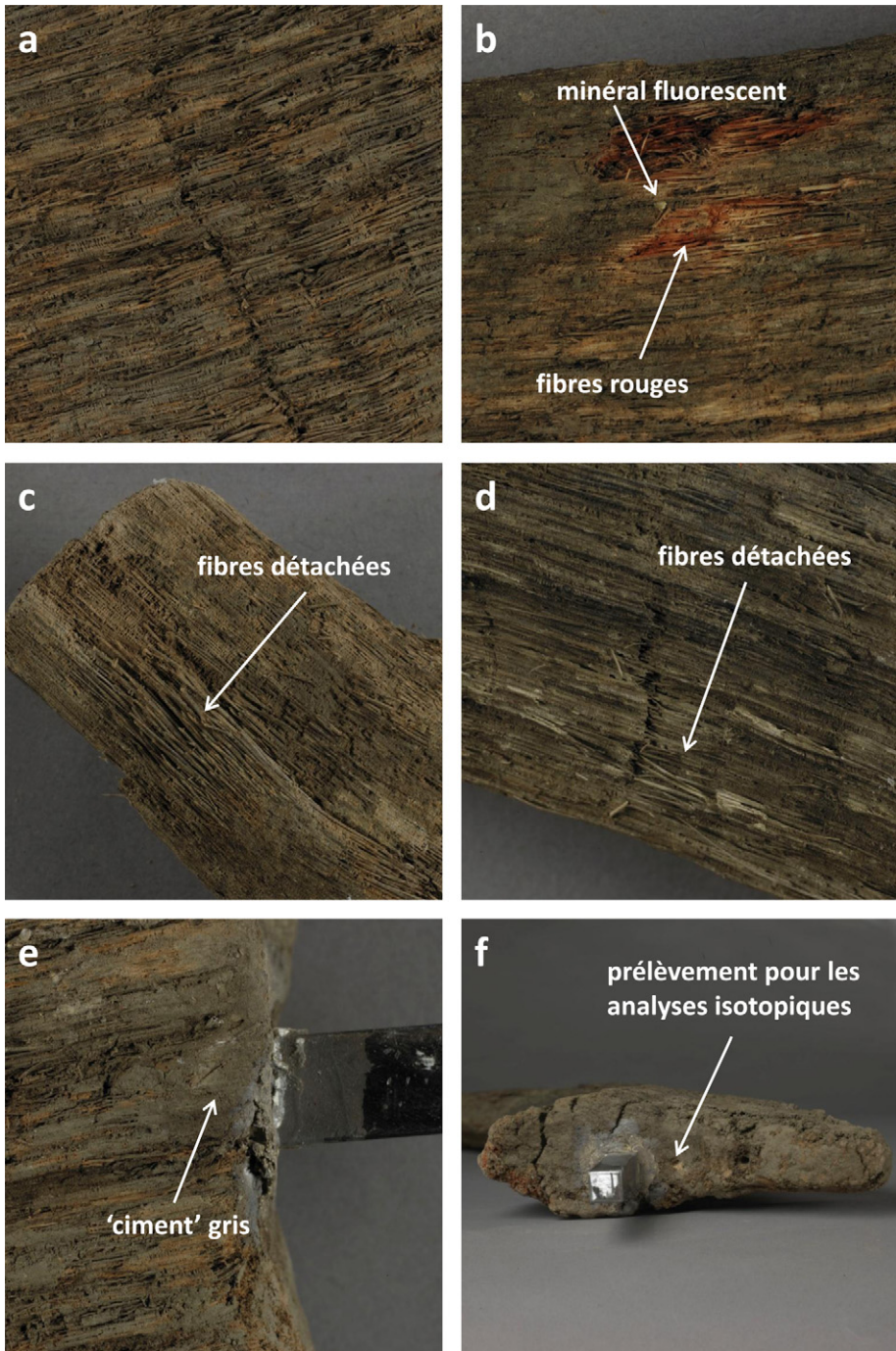


Fig. 30. Photographies de détails de la corne nasale du rhinocéros de l'IPH (©C2RMF, D. Bagault).
Pictures of some details of the nasal horn of the IPH rhinoceros. (©C2RMF, D. Bagault).

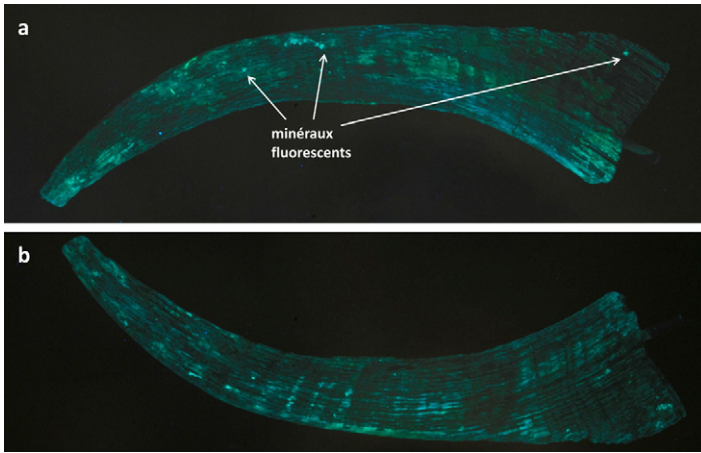


Fig. 31. Photographie sous lumière UV de la corne nasale du rhinocéros de l'IPH. a : face latérale droite ; b : face latérale gauche (©C2RMF, D. Bagault).

Picture under UV light of the nasal horn of the IPH rhinoceros. a: right lateral side; b: left lateral side (©C2RMF, D. Bagault).



Fig. 32. Photographies et observation sous la loupe binoculaire du prélèvement (©C2RMF, N. Gandolfo).
Pictures and observation of the sample with stereomicroscope (©C2RMF, N. Gandolfo).

Tableau 8

Résultats des mesures de ^{14}C (âge radiocarbone) des échantillons de corne.Results of the ^{14}C measurements (radiocarbon age) of the horn samples.

Partie anatomique	N° cible ^a	Âge radiocarbone (BP)	Âge calibré (cal BP) à 1σ (68,3 %)	Âge calibré (cal BP) à 2σ (95,4 %)
Corne	SacA 24673	13 920 \pm 70	16 870–17 080	16 775 (100 %) 17 215
	SacA 24674	16 330 \pm 90	19 410–19 560	19 684 (13,3 %) 19 862
				19 258 (86,1 %) 19 607
				18 995 (0,6 %) 19 024

^a SacA : références du Laboratoire de Mesure du Carbone-14 (LMC14) de Saclay.

Nous avons prélevé à la pince plusieurs fibres (de un à plusieurs cm de longueur) qui se détachaient très facilement de la périphérie de la corne. On remarque que si la majorité des fibres sont grises, un certain nombre sont bien colorées en rouge (Fig. 32). En l'état actuel de nos recherches, l'origine de cette couleur n'a pas pu être définie avec précision (cf. 4.2.2. Étude multi-analytique de la corne nasale).

5.1.1. Préparation de l'échantillon

Les étapes nécessaires pour la préparation d'un échantillon sont : un prétraitement chimique, une combustion pour extraire le gaz carbonique et une graphitisation (transformation de ce gaz en carbone graphite). C'est sur ce carbone que sera mesuré le radiocarbone.

Le rapport C/N obtenu pour une protéine peut être utilisé comme un indicateur de la préservation de l'échantillon (Tiunov et Kirillova, 2010). D'après les analyses élémentaires obtenues ($N_{\text{corne}} = 12,0\%$; $C_{\text{corne}} = 38,9\%$), le rapport C/N = 3,8 de la corne est très similaire à celui d'une kératine moderne (Barbosa et al., 2009). Ainsi, malgré une surface qui semble très érodée, la dégradation chimique de la kératine semble très faible.

Le protocole de préparation des échantillons à base de kératine (cheveux, fourrures, corne, ...), récemment mis au point au C2RMF, est basé sur l'extraction sélective de la kératine par réduction à l'aide du dithiothreitol (ou DTT) puis précipitation de la protéine (Richardin et al., 2011a). Après ce prétraitement – dont le rendement pondéral s'est avéré important, à près de 80 % en poids – deux tubes de l'échantillon ainsi qu'un échantillon standard de contrôle, ont subi la même combustion sous vide, en présence d'oxyde de cuivre à 850 °C pendant cinq heures (Richardin et al., 2010a, 2010b).

5.1.2. Mesure du carbone-14

Les mesures du carbone-14 ont été réalisées par AMS (spectrométrie de masse par accélérateur) sur l'accélérateur ARTEMIS, situé au CEA de Saclay (Cottureau et al., 2007 ; Richardin et al., 2003) et selon un protocole bien défini (Mook et van der Plicht, 1999). Les âges ^{14}C (ou âge radiocarbone) s'expriment en années BP (*before present*) et la calibration permet de passer d'une date BP à un intervalle de temps en années réelles (âge calendaire) avec un calcul de distribution de probabilités. Les âges calendaires ont été déterminés grâce au logiciel Calib rev 6.0.0 et aux données de calibration les plus récentes (Reimer et al., 2009). Les dates ^{14}C calibrées sont données en « cal BP », définies en années calendaires relatives à 1950 (cal BP = 1950 + cal BC).

Tableau 9
Résultat des analyses élémentaires sur os (Nos et Cos).
Result of the elemental analyses on bone (Nos and Cos).

Lab n°	Partie anatomique	Nos (%)	Cos (%)
RLI-2	tibia D	1,9	10,9
RLI-3	tibia G	1,6	8,6
RLI-4	fémur G	3,4	11,6
RLI-5	fémur D	4,0	12,7
RLI-6	humérus G	3,5	14,7
RLI-7	humérus D	3,9	13,2
RLI-8	radius G	0,2	25,0
RLI-9	radius D	3,2	11,3
RLI-10	vertèbre thoracique n° 13	2,8	10,3
RLI-11	vertèbre thoracique n° 14	3,5	11,5
RLI-12	vertèbre thoracique n° 20	3,5	

Les résultats des mesures et les calibrations associées sont rassemblés dans le [Tableau 8](#). Pour la corne, nous avons obtenu deux dates légèrement différentes ($13\,920 \pm 70$ ans BP et $16\,330 \pm 90$ ans BP), ce qui correspond à une date située vers 17 000 ans cal BP et 19 500 ans cal BP. La différence entre les deux résultats de datation sur la corne ne peut *a priori* pas être mise sur le compte d’une contamination lors de la préparation de l’échantillon. Malgré cet écart, ces dates de la fin du Pléniglaciaire sont compatibles avec la présence encore marquée du rhinocéros laineux dans le sud-ouest de la Sibérie ([Stuart et Lister, 2012](#)).

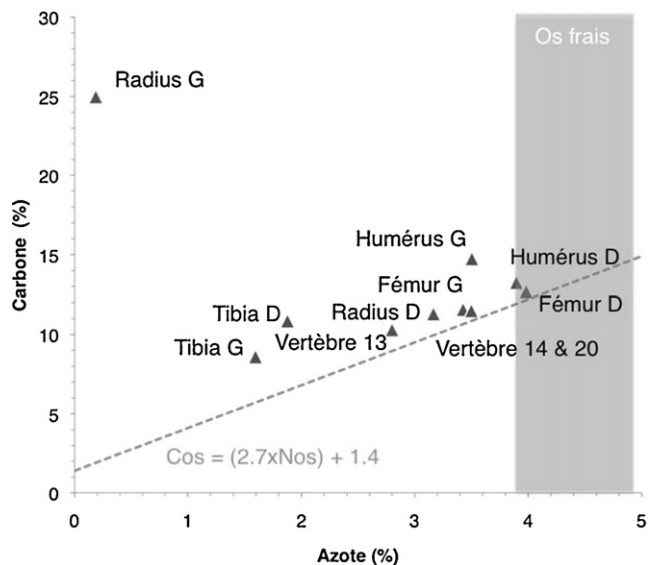


Fig. 33. Résultat des analyses élémentaires (Nos et Cos) des différents ossements testés. La ligne en pointillé figure la relation entre Nos et Cos attendue pour un os présentant des quantités variables de matière organique sans autre modification taphonomique ([Bocherens et al., 2005](#)).
Result of the elemental analyses (Nos and Cos) of the different tested bones. The pointed line shows the link between Nos and Cos that is expected for a bone with variable organic matter contents but without any other taphonomical modifications ([Bocherens et al., 2005](#)).

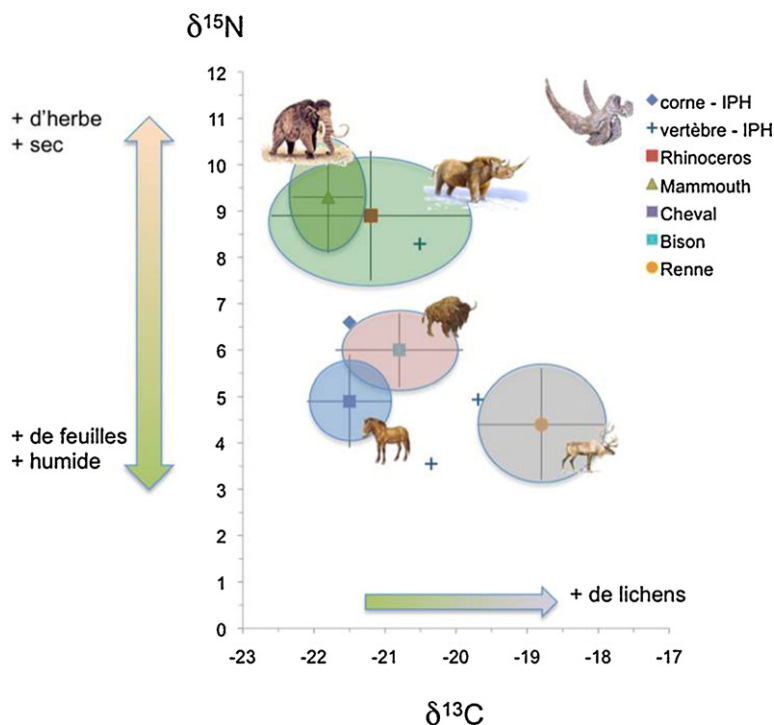


Fig. 34. Résultats des analyses isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) de la corne et des vertèbres du rhinocéros de l'IPH comparés aux moyennes et écarts-types mesurés sur des grands mammifères du Pléistocène supérieur de Sibérie (Bocherens et al., 1996).

Results of the isotopic analyses ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of the horn and vertebrae of the IPH rhinoceros compared with averages and standard deviations measured on large mammals from the Upper Pleistocene of Siberia (Bocherens et al., 1996).

5.2. État de conservation du collagène des os

Une série de prélèvements, de quelques milligrammes seulement, a été effectuée sur 11 os par forage avec une pointe diamantée (Fig. 3). Les poudres ainsi obtenues ont été analysées pour déterminer les quantités d'azote. Cet azote provient du collagène et sa quantité mesurée sur de la poudre d'os peut être convertie en quantité de collagène conservée dans ce même os. Une limite d'environ 0,4 % a été fixée comme quantité minimum requise pour entreprendre l'extraction du collagène (Bocherens et al., 2005).

Les humérus, les fémurs et le radius droit du rhinocéros de l'IPH présentent des compositions en carbone et en azote relativement semblables entre elles et proches de celle de l'os frais (Fig. 33 ; Tableau 9). Ce résultat montre le bon état de conservation quantitative de la matière organique (collagène), ce qui est compatible avec une conservation des ossements dans un contexte fluvial. Quant aux tibias, ils ont fourni des résultats cohérents entre eux, mais différents des autres os longs. Ils pourraient appartenir à deux individus différents de ceux qui ont fourni les fémurs et les humérus. Les vertèbres présentent des compositions en carbone et en azote cohérentes avec celles obtenues sur les os longs autres que les tibias. Enfin, le radius gauche présente une composition en carbone et en azote totalement incohérente avec celle attendue pour

Tableau 10
Résultats des mesures de ¹⁴C (âge radiocarbone) des échantillons d’os.
Results of the ¹⁴C measurements (radiocarbon age) of the bone samples. (a) GrA: references of the center for isotope research at Groningen.

Partie anatomique	N° cible ^a	Âge radiocarbone (BP)	Âge calibré (cal BP) à 1 σ (68,3 %)	Âge calibré (cal BP) à 2 σ (95,4 %)
Tibia gauche	GrA-50891	28 180 ± 340	31 910–32 920	31 534 (100 %) 33 285
Fémur gauche	GrA-50979	42 010 ± 490	44 980–45 740	44 608 (100 %) 46 133

^a GrA : références du center for isotope research de Groningen.

de l’os. Il s’agit probablement d’une matière inorganique pouvant correspondre à l’enduit marron présent sur l’ensemble du squelette.

5.3. Datation par le carbone-14 des os longs

Le collagène est extrait de l’os selon le même protocole que celui décrit pour les analyses isotopiques (*cf. supra*). Le dioxyde de carbone (CO₂), obtenu par combustion du collagène, a ensuite été converti en cible graphite pour mesurer l’abondance en carbone-14 et ainsi obtenir une datation de l’os en question. Les datations des os longs du rhinocéros de l’IPH ont été effectuées par le laboratoire de Groningen, Pays-Bas (van der Plicht et al., 2000).

Étant donné les périodes considérées, les résultats présentent des écarts-types resserrés et sont basés sur des collagènes bien conservés (contenant plus de 30 % de carbone ; Ambrose, 1990). Les deux dates sont bien distinctes (Tableau 10) : le fémur gauche est daté à 42 010 (+490, –420) ans BP (GrA-50979) et la date obtenue pour le tibia gauche est de 28 180 (+340, –330) ans BP (GrA-50891) ; ce qui confirme que ces deux os appartiennent à deux individus différents, eux-mêmes distincts de l’individu ayant fourni la corne. En effet, les intervalles d’âges calibrés (Calib rev 6.0.0 ; Reimer et al., 2009) correspondent à des périodes chronologiques différentes d’un os à l’autre. Par rapport au fémur gauche, le tibia gauche et la corne ont fourni des dates plus récentes que 30 500 ans BP (env. 35 000 cal BP), date après laquelle l’aire de répartition du rhinocéros laineux semble déjà se réduire vers les zones orientales qui incluent la zone d’origine du spécimen de l’IPH (Stuart et Lister, 2012).

5.4. Analyses isotopiques sur la corne et les os

Le collagène est extrait de l’os selon un protocole qui permet d’éliminer la phase minérale et les contaminants organiques (Bocherens et al., 1997). Le collagène ainsi purifié est brûlé afin de former des gaz dioxyde de carbone (CO₂) et diazote (N₂). La séparation par chromatographie en phase gazeuse du CO₂ et N₂ permet la mesure des abondances en isotopes stables C-13 et N-15 ; isotopes utilisés dans l’interprétation des régimes alimentaires et la reconstitution des paléoenvironnements. En effet, les teneurs en isotopes stables des tissus des animaux reflètent les teneurs de ces mêmes isotopes stables dans leur nourriture.

L’étude paléoalimentaire et paléoenvironnementale se fait essentiellement à partir du tissu osseux. La composition isotopique du carbone (¹³C/¹²C) et de l’azote (¹⁵N/¹⁴N) du collagène des ossements fossiles de grands mammifères permet de reconstituer leur alimentation et leur environnement car :

Tableau 11

Résultat des analyses de la kératine de la corne et du collagène des os (Ncoll/ker, Ccoll/ker, C/Ncoll/ker) et des analyses isotopiques sur collagène et kératine ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$).

Result of the analyses of the horn keratin and the bone (Ncoll/ker, Ccoll/ker, C/Ncoll/ker) and of the isotopic analyses on collagen and keratin ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$).

Lab n°	Partie anatomique	Ncoll/ker (%)	Ccoll/ker (%)	C/Ncoll/ker (%)	$\delta^{13}\text{Cker}$ (‰)	$\delta^{13}\text{Ccoll}$ (‰)	$\delta^{15}\text{Ncoll/ker}$ (‰)
RLI-1	Base corne	38,9	12,0	3,8	−23,5	−21,5	6,6
RLI-10	Vertèbre thoracique n° 13	41,4	14,0	3,5		−20,4	3,6
RLI-11	Vertèbre thoracique n° 14	38,1	13,6	3,3		−19,7	4,9
RLI-12	Vertèbre thoracique n° 20	41,1	14,6	3,3		−20,5	8,3

- ces teneurs isotopiques diffèrent selon le type de plantes ;
- les teneurs isotopiques de la nourriture se répercutent dans les tissus de leurs consommateurs ;
- le collagène peut se conserver plusieurs dizaines de milliers d'années dans des conditions favorables.

Les études d'écologie isotopique sur les plantes terrestres et plus particulièrement sur les plantes de milieu péri-arctique ont mis en évidence des schémas récurrents de variations isotopiques du carbone et de l'azote selon le type de plantes : les lichens présentent systématiquement des rapports isotopiques du carbone (exprimés par la notation $\delta^{13}\text{C}$) moins négatifs que ceux des plantes vasculaires, tandis que les plantes herbacées (graminoïdes et dicotylédones herbacées) présentent des rapports isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) plus positifs que les plantes arbustives (arbres, buissons) (voir Fig. 6 dans [Drucker et al., 2012](#)). Par ailleurs, les conditions climatiques, comme la température et l'humidité, peuvent influencer les teneurs en carbone-13 et en azote-15 d'un type de plante donné. Ces différences au sein des plantes selon leur nature et leurs conditions de développement sont reflétées par les grands herbivores de la steppe à mammoth du Pléistocène supérieur. Les résultats des analyses isotopiques du collagène de grands mammifères de Sibérie orientale à la fin du Quaternaire sont présentés sur la Fig. 34 ([Bocherens et al., 1996](#)). Le renne, grand consommateur de lichen, encore aujourd'hui, a des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus élevées que celles des autres ongulés. Les mammoths et les rhinocéros laineux consommaient plus d'herbes sèches que les bisons et les chevaux, ce qui s'exprime par des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées pour les premiers par rapport aux seconds.

Les résultats isotopiques obtenus sur les vertèbres du spécimen de l'IPH varient de −20,5 à −19,7‰ pour les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de 3,6 à 8,3‰ pour les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ (Tableau 11). La vertèbre thoracique n° 20 a fourni les teneurs en ^{13}C (−20,5‰) et en ^{15}N (8,3‰) les plus proches de celles mesurées sur les rhinocéros laineux du Pléistocène supérieur de Sibérie ([Bocherens et al., 1996](#)). Les deux autres vertèbres analysées présentent des teneurs en ^{15}N plus basses que celle de la vertèbre n° 20, comme c'est également le cas de la corne nasale (6,6‰). La valeur de $\delta^{13}\text{C}$ de la corne est de −23,5‰, ce qui équivaut à une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ du collagène de −21,5‰ ([Drucker et al., 2008](#)). Cette dernière est comprise dans la gamme des teneurs en ^{13}C obtenues sur les vertèbres comme les os longs datés (−21,5 et −19,8‰), qui est comparable à celle mesurée sur les rhinocéros laineux de Sibérie de l'est. Par contraste, la teneur en ^{15}N relativement plus basse que la gamme attendue suggère un milieu un peu plus humide que celui de Sibérie orientale. Cette différence environnementale peut être aussi bien géographique que chronologique. En effet, les rhinocéros laineux de l'est de la Sibérie qui ont été l'objet d'analyses isotopiques ne sont pas datés. Il n'est donc pas possible de décider si le contraste

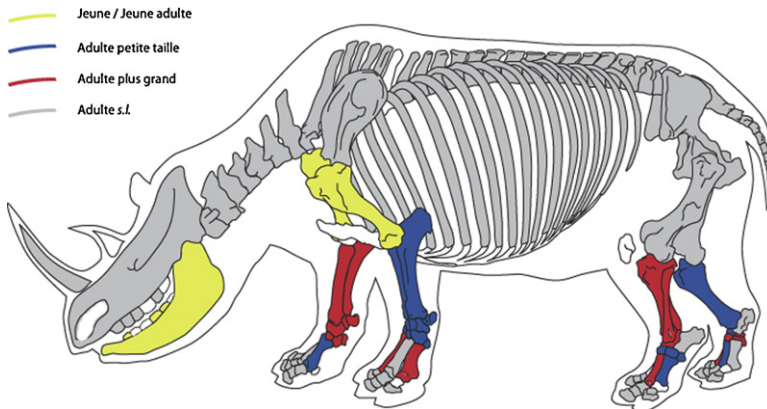


Fig. 35. Conservation et estimation de l'âge des ossements constituant le squelette monté de rhinocéros de l'IPH (modifié d'après M. Coutureau, Inrap).

Preservation and age estimation of bones, which compose the IPH rhinoceros skeleton (modified after M. Coutureau, Inrap).

environnemental reflété par les teneurs isotopiques distinctes du spécimen de l'IPH est d'ordre diachronique ou synchronique.

6. Discussion

Les différentes analyses menées sur le squelette de rhinocéros laineux ont montré que, si le spécimen de l'IPH est bien conservé, il est toutefois composite. Les études biométriques et isotopiques ont démontré l'appartenance de ces ossements à au moins deux individus femelles et les datations de la corne nasale, du fémur et du tibia gauches ont permis d'en identifier au moins trois, ce que corroborent les différents stades de développement observés (Fig. 35). Dans ce contexte, les traitements diagnostiqués, utilisant un vernis polyuréthane modifié avec de l'huile appliquée sur une couche colorée avec de l'argile, visaient certainement à rendre visuellement homogène ce squelette composite. L'emploi du polyuréthane s'étant développé à partir des années 1950, le montage du squelette est relativement récent. Enfin, la question de l'origine de la couleur rouge de certaines fibres de la corne nasale n'est pas résolue, mais nous pouvons d'ores et déjà écarter l'hypothèse de la présence d'une ancienne dorure.

L'appartenance de ces spécimens, remontés en un seul squelette, à la sous-espèce nominale *Coelodonta antiquitatis antiquitatis* ayant été démontrée, une étude biogéochimique comparative a pu être menée avec les données disponibles pour un échantillon de référence de rhinocéros laineux du Pléistocène supérieur. Les premières analyses de la corne nasale révèlent un environnement plus humide qu'observé sur d'autres spécimens de rhinocéros du Pléistocène supérieur. Cela pourrait s'interpréter comme une conséquence du changement climatique, et donc environnemental, intervenu au Tardiglaciaire. En effet, les datations relativement récentes obtenues sur la corne nasale ($13\,920 \pm 70$ ans BP et $16\,330 \pm 90$ ans BP), indiquent que l'animal qui la portait a vécu à cette période où la steppe à mammoth disparaît sous l'influence, notamment, d'un réchauffement du climat. Cependant, la différence entre les deux dates obtenues pour la corne nous empêche d'aller plus avant dans nos interprétations paléoenvironnementales.

7. Conclusion

Si l'état composite du squelette monté de l'IPH est avéré, ce spécimen n'en est pas moins riche en informations. En effet, la bonne conservation des ossements a permis une étude morphologique et biométrique précise menant à l'attribution de ceux-ci à la même sous-espèce de rhinocéros laineux du Pléistocène supérieur : *Coelodonta antiquitatis antiquitatis*. Les os appartiennent à au moins trois individus, très probablement femelles, dont l'un (porteur de la corne nasale) était âgé d'au moins 22 ans. En outre, la préservation de collagène a été démontrée et des études biogéochimiques ont pu être menées, précisant le régime alimentaire et le type d'environnement (relativement humide) du rhinocéros ayant fourni la corne nasale. Les datations effectuées sur la corne nasale (entre $16\,330 \pm 90$ ans BP et $13\,920 \pm 70$ ans BP), le fémur gauche ($42\,010 \pm 490$, -420 ans BP) et le tibia gauche ($28\,180 \pm 340$, -330 ans BP) entrent bien dans la fourchette chronologique de *C. antiquitatis* et sont antérieures à la période présumée d'extinction de l'espèce, située à la fin de la dernière glaciation, aux environs de 14 000 cal BP (Stuart et Lister, 2012).

Par ailleurs, l'exceptionnelle conservation de la corne nasale a permis une série d'analyses (DRX, MEB-EDX et TOF-SIMS), qui nous ont menés à une meilleure connaissance de la composition même et de la structure interne d'une corne de rhinocéros laineux. En outre, nous avons montré la présence, à la surface de la corne nasale, de minéraux (quartz, albite et illite) attribuables aux sédiments dans lesquels cette corne était enfouie.

Cette étude pluridisciplinaire du squelette de rhinocéros laineux de l'Institut de paléontologie humaine aura ainsi permis, d'attester son attribution taxinomique et de documenter son parcours depuis la Sibérie occidentale jusqu'à l'IPH, et ainsi d'enrichir nos connaissances sur une des espèces emblématiques de la Préhistoire.

Remerciements

Ce travail pluridisciplinaire n'aurait pas pu avoir lieu sans la générosité de Gérard Reynaud, qui a souhaité restituer ce squelette monté de rhinocéros laineux à la communauté scientifique en en faisant don à l'Institut de paléontologie humaine. Qu'il en soit ici très vivement et chaleureusement remercié. Les auteurs souhaitent également exprimer leur reconnaissance à tous ceux qui ont joué un rôle dans l'acquisition de ce fossile (Éric Mickeler, Éric Genest, Alain Renner) et sa présentation (Nicolas Tourment) et qui ont contribué à documenter son histoire (Alexei Tikhonov, vice-directeur de l'Institut zoologique de Saint-Petersbourg et secrétaire du *Russian Mammoth Committee* de l'Académie des sciences Russe ; Nicolas Descharnes, biographe de Dali ; François Escuillié, société Eldonya). Nous remercions également Christophe Moreau et toute l'équipe du LMC14 du CEA de Saclay, pour la graphitisation et la mesure des échantillons de corne, ainsi que Danielle Jaillard de la plateforme Imagerie et Biologie Cellulaire de l'Institut des sciences du végétal (CNRS-UPR 2355, Gif-sur-Yvette, France) pour la préparation des échantillons en ultramicrotomie. Les photographies du rhinocéros de l'IPH ont été réalisées par Judith Escobar, excepté celle du spécimen entier (©Sotheby's/Art digital).

Références

- Ambrose, S.H., 1990. Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. *Journal of Archaeological Science* 17, 431–451.

- Barbosa, I.C.R., Kley, M., Schaüfele, R., Auerswald, K., Schröder, W., Filli, F., et al., 2009. Analysing the isotopic life history of the alpine ungulates *Capra ibex* and *Rupicapra rupicapra rupicapra* through their horns. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 23, 2347–2356.
- Benshun, C., 1978. The distribution of the woolly rhinoceros and woolly mammoth. *Vertebrata Palasiatica* 16 (1), 47–59.
- Bocherens, H., Billiou, D., Patou-Mathis, M., Bonjean, D., Otte, M., Mariotti, A., 1997. Paleobiological implications of the isotopic signatures (^{13}C , ^{15}N) of fossil mammal collagen in Scladina Cave (Sclayn, Belgium). *Quaternary Research* 48, 370–380.
- Bocherens, H., Drucker, D., Billiou, D., Moussa, I., 2005. Une nouvelle approche pour évaluer l'état de conservation de l'os et du collagène pour les mesures isotopiques (datation au radiocarbone, isotopes stables du carbone et de l'azote). *L'Anthropologie* 109 (3), 557–567.
- Bocherens, H., Pacaud, G., Lazarev, P., Mariotti, A., 1996. Stable isotope abundances (^{13}C , ^{15}N) in collagen and soft tissues from Pleistocene mammals from Yakutia. Implications for the paleobiology of the mammoth steppe. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 126, 31–44.
- Brandt, J.F., 1849. *Observationes ad rhinocerotis tichorini historiam spectantes*. Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg 6 (5), 256 p.
- Brisset, F., 2008. *Microscopie électronique à balayage et microanalyses*. EDP Sciences Les Ulis, 892 p.
- Brunelle, A., Touboul, D., Laprévotte, O., 2005. Biological tissue imaging with time-of-flight secondary ion mass spectrometry and cluster ion sources. *Journal of Mass Spectrometry* 40 (8), 985–999.
- Cersoy, S., Richardin, P., Walter, P., Brunelle, A., 2012. Cluster TOF-SIMS imaging of human skin remains: analysis of a South-Andean mummy sample. *Journal of Mass Spectrometry* 47 (3), 338–346.
- Chernova, O.F., Kirillova, I.V., 2010. New data on horn morphology of the woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799). In: *Proceedings of the zoological Institute of the Russian Academy of sciences*. 314 (3), 333–342 (in Russian).
- Chusuei, C.C., Goodman, W.D., Van Stipdonk, M.J., Justes, D.R., Schweikert, E.A., 1999. Calcium phosphate phase identification using XPS and time-of-flight cluster SIMS. *Analytical Chemistry* 71, 149–153.
- Cottreau, E., Arnold, M., Moreau, C., Baqué, D., Bavay, D., Caffy, I., et al., 2007. Artemis, the new ^{14}C AMS at LMC14 in Saclay, France. *Radiocarbon* 49 (2), 291–299.
- Cuvier, G., 1812. *Recherches sur les Ossements Fossiles où l'on Rétablit les Caractères de Plusieurs Animaux dont les Révolutions du Globe ont Détruit les Espèces*, 4 volumes (1ère édition). Edmond d'Ocagne, Paris, 4ème édition, 1834, 10 volumes + atlas, volume 3, 435 p.
- Deng, T., 2008. Comparison between woolly rhino forelimbs from Longdan, northwestern China and Tologoi, Transbaikalian region. *Quaternary International* 179, 196–207.
- Drucker, D.G., Bridault, A., Hobson, K.A., Szuma, E., Bocherens, H., 2008. Can collagen carbon-13 abundance of large herbivores reflect the canopy effect in temperate and boreal ecosystems? Evidence from modern and ancient ungulates. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 266, 69–82.
- Drucker, D.G., Hobson, K.A., Münzel, S.C., Pike-Tay, A., 2012. Intra-individual variation in stable carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) isotopes in mandibles of modern caribou of Qamanirjuaq (*Rangifer tarandus groenlandicus*) and Banks Island (*Rangifer tarandus pearyi*): implications for tracing seasonal and temporal changes in diet. *International Journal of Osteoarchaeology* 22, 494–504.
- Fortelius, M., 1983. The morphology and paleobiological significance of the horns of *Coelodonta antiquitatis* (Mammalia, Rhinocerotidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 3 (2), 125–135.
- Guérin, C., 1980. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* 79, 1185 p.
- Guérin, C., 1982. Les Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale comparés aux espèces actuelles : tendances évolutives et relations phylogénétiques. *Geobios* 15 (4), 599–605.
- Guérin, C., 1983. Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : les Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 21, 65–85.
- Guérin, C., 2010. *Coelodonta antiquitatis praecursor* (Rhinocerotidae) du Pléistocène moyen final de l'Aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). In: Guérin, C., Malvesy, T. (Eds.), *L'Aven Pléistocène Moyen Final de Romain-la-Roche* (Doubs, France). *Revue de Paléobiologie*, Genève 29 (2), p. 697–746.
- Hieronymus, T.L., Witmer, L.M., Ridgely, R.C., 2006. Structure of white rhinoceros (*Ceratotherium simum*) horn investigated by X-ray histology with implications computed tomography and for growth and external form. *Journal of Morphology* 267 (10), 1172–1176.

- Kirillova, I.V., Shidlovskiy, F.K., 2010. Estimation of individual age and season of death in woolly rhinoceros, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), from Sakha-Yakutia, Russia. *Quaternary Science Review* 29, 3106–3114.
- Lynch, L.J., Robinson, V., Anderson, C.A., 1973. Scanning electron-microscope study of morphology of rhinoceros horn. *Australian Journal of Biological Sciences* 26 (2), 395–399.
- Mazel, V., Richardin, P., Touboul, D., Brunelle, A., Walter, P., Laprévote, O., 2006. Chemical imaging techniques for the analysis of complex mixtures: new application to the characterization of ritual matters on African wooden statuettes. *Analytica Chimica Acta* 570 (1), 34–40.
- Mook, W.G., van der Plicht, J., 1999. Reporting ^{14}C activities and concentrations. *Radiocarbon* 41 (3), 227–239.
- Pallas, P.S., 1769. De ossibus Sibiriae fossilibus craniis praesertim rhinocerotum atque buffalorum observationes. *Novi Commentarii Academiae Petropolitanae* 13, 337–384.
- Pallas, P.S., 1773. De reliquiis animalium exoticorum per Asiam borealem repertis complementum. *Novi Commentarii Academiae Petropolitanae* 17, 576–606.
- Prisacariu, C., 2011. *Polyurethane Elastomers: From Morphology to Mechanical Aspects*. Springer-Verlag, Wien, 255 p.
- Quinn, J.V., 2005. *Tissue Adhesives in Clinical Medicine*, Second edition. BC Decker Inc., Hamilton, 183 p.
- Reimer, P.J., Baillie, M.G.L., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., et al., 2009. IntCal09 and marine09 radiocarbon age calibration curves, 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 51 (4), 1111–1150.
- Richardin, P., Cuisance, F., Buisson, N., Asensi-Amoros, V., Lavier, C., 2010a. AMS radiocarbon dating and scientific examination of high historical value manuscripts: application to two Chinese manuscripts from Dunhuang. *Journal of Cultural Heritage* 11, 398–403.
- Richardin, P., Gandolfo, N., Moignard, B., Lavier, C., Moreau, C., Cottreau, E., 2010b. Centre of research and restoration of the museums of France – AMS radiocarbon dates list 1. *Radiocarbon* 52 (4), 1689–1700.
- Richardin, P., Gandolfo, N., Carminati, P., Walter, P., 2011a. New protocol for radiocarbon dating of hair and keratin type samples – application to an Andean mummy from the national museum of natural history in Paris. *Archaeological and Anthropological Sciences* 3, 379–384.
- Richardin, P., Guerra, M.F., Salomon, J., 2003. LMC14 : le nouveau laboratoire pour la mesure du carbone-14 par spectrométrie de masse par accélérateur. *Technè* 17, 99–100.
- Richardin, P., Mazel, V., Walter, P., Laprévote, O., Brunelle, A., 2011b. Identification of different copper green pigments in Renaissance paintings by cluster-TOF-SIMS imaging analysis. *Journal of the American Society for Mass Spectrometry* 22 (10), 1729–1736.
- Ryder, M.L., 1962. Structure of rhinoceros horn. *Nature* 193, 1199–1200.
- Selwitz, C., 1988. *Cellulose Nitrate in Conservation, Research in Conservation (1988) 2*. The Getty Conservation Institute, Marina del Key, California, 69 p.
- Shidlovskiy, F.K., Kirillova, I.V., Wood, J., 2012. Horns of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) in the Ice Age museum collection (Moscow, Russia). *Quaternary International* 255 (2012), 125–129.
- Stuart, A.J., Lister, A.M., 2012. Extinction chronology of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* in the context of late Quaternary megafaunal extinctions in northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews* 51, 1–17.
- Tiunov, A.V., Kirillova, I.V., 2010. Stable isotope ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) composition of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* horn suggests seasonal changes in the diet. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 24, 3146–3150.
- Tong, H., 2001. Rhinocerotids in China – systematics and material analysis. *Geobios* 34 (5), 585–591.
- van der Plicht, J., Wijma, S., Aerts, A.T., Pertuisot, M.H., Meijer, H.A.J., 2000. The Groningen AMS facility: status report. *Nuclear Instruments and Methods B172*, 58–65.